

A photograph of a sunset over the ocean. The sun is low on the horizon, creating a bright, shimmering reflection on the water's surface. The sky is a mix of orange, yellow, and light blue. The water is calm with gentle ripples.

А. В. ГАЕВСКАЯ

**ПАРАЗИТЫ, БОЛЕЗНИ
И ВРЕДИТЕЛИ
МИДИЙ
(*MYTILUS*, MYTILIDAE).**

I. ПРОСТЕЙШИЕ (PROTOZOA)

Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). I. Простейшие (Protozoa). – Севастополь, ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – 101 с.

Первая монография из серии работ автора по паразитам, болезням и вредителям мидий Мирового океана посвящена простейшим, встречающимся у этих моллюсков. Приведены сведения о морфологии, биологии, распространении, патогенности представителей всех типов простейших, зарегистрированных у мидий. Особое внимание уделено значению этих организмов в марикультуре мидий, а также для здоровья человека.

Для малакологов, паразитологов, протистологов, биологов, экологов, специалистов в области культивирования моллюсков, а также студентов биологических факультетов.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
Глава 1	
Мидии (<i>Mytilus</i> , <i>Mytilidae</i>) – основные черты биологии, экологии и распространения	9
Глава 2	
Царство Протозоа (<i>Protozoa</i>)	16
Тип Metamonada (Grassé, 1952) Cavalier-Smith, 1981	17
Род <i>Hexamita</i> Dujardin, 1838	18
<i>Hexamita nelsoni</i> Schlicht et Mackin, 1968 – гексамита Нельсона	18
Тип Apicomplexa Levine, 1970	20
Род <i>Nematopsis</i> Schneider, 1892	22
<i>Nematopsis legeri</i> De Beachamp, 1910 – нематопсис Легера ..	23
Род <i>Cryptosporidium</i> Tyzzer, 1907	29
<i>Cryptosporidium parvum</i> Tyzzer, 1912 – криптоспоридий малый	31
Род <i>Pseudoklossia</i> Desser, Bower et Hong, 1998	34
<i>Pseudoklossia semiluna</i> Desser, Bower et Hong, 1998 – псевдоклоссия серповидная	35
Тип Haplosporidia Caullery et Mesnil, 1899	37
Род <i>Haplosporidium</i> (Caullery et Mesnil, 1899) Lühe, 1900	38
<i>Haplosporidium tumefacientis</i> Taylor, 1966 – гаплоспоридий опухолеобразующий	39
<i>Haplosporidium</i> spp. – гаплоспоридии	40
Род <i>Minchinia</i> (Lankester, 1895) Labbé, 1896	41
<i>Minchinia</i> sp.	41
Тип Perkinsozoa Norén, Moestrup et Rehnstam-Holm, 1999	42
Род <i>Perkinsus</i> Levine, 1978	42
<i>Perkinsus</i> sp. – перкинсус	45
Тип Paramyxia (Desportes et Perkins, 1990)	46
Род <i>Marteilia</i> Grizel et al., 1974	46
<i>Marteilia refringens</i> Grizel, Comps, Bonami, Cousserans, Duthoit et Pennec, 1974 – мартейлия светопреломляющая	47
<i>Marteilia maurini</i> Comps, Pichot et Papagianni, 1982 – мартейлия маурини	55
<i>Marteilia</i> spp. – мартейлии	56

Тип Ciliophora (Doflein, 1901) Copeland, 1956	57
Род <i>Ancistrocoma</i> Chatton et Lwoff, 1926	59
Род <i>Crebricomma</i> Kozloff, 1946	61
<i>Crebricomma carinata</i> (Raabe, 1934) Kozloff, 1946 – кребрикома килеватая	61
Род <i>Raabella</i> Chatton et Lwoff, 1950	63
<i>Raabella helensis</i> Chatton et Lwoff, 1950 – раабелла хеленская	63
Род <i>Gargarius</i> Chatton et Lwoff, 1934	66
<i>Gargarius gargarius</i> Chatton et Lwoff, 1934 – гаргариус гаргариус	66
Rhynchodida-подобные инфузории	68
Род <i>Uronema</i> Dujardin, 1841	69
Род <i>Mytilophilus</i> Antipa et Dolan, 1985	72
<i>Mytilophilus pacifica</i> Antipa et Dolan, 1985 – митилёфилюс тихоокеанский	72
Род <i>Peniculistoma</i> Jankowski, 1964	74
<i>Peniculistoma mytili</i> (De Morgan, 1925) Jankowski, 1964 – пеникулистома мидиевая	74
Род <i>Ancistrum</i> Maupas, 1883	78
<i>Ancistrum mytili</i> (Quennerstedt, 1867) Maupas, 1883 – анциструм мидиевый	78
Род <i>Trichodina</i> Ehrenberg, 1830	82
Семейство Urceolariidae Dujardin, 1845	85
Семейство Anoplophryidae C�epede, 1910	85
Ciliata sp.	86
Заключение	87
Литература	90
Приложение	
Перечень простейших, зарегистрированных у мидий	100

ВВЕДЕНИЕ

Морские и океанические беспозвоночные животные, наряду с рыбой, издавна являются важным источником удовлетворения потребностей человека в белковой пище и других элементах водного происхождения, отсутствующих в продуктах животноводства. В связи с этим все развитые страны мира активно осваивают биоресурсы как внутренних, так и внешних морей Мирового океана. Однако наблюдающееся в последние годы оскудение запасов природных популяций беспозвоночных, в том числе и мидий, о которых пойдёт речь в данной книге, заставило правительства многих стран обратить самое серьёзное внимание на товарное выращивание различных видов морских гидробионтов. Данная отрасль хозяйственной деятельности человека уходит корнями вглубь веков (в Европе, например, мидий выращивают с 13-го столетия), но в настоящее время она приобрела характер широкомасштабной индустрии. Например, в 1994 г. в аквахозяйствах Европы было выращено 1.33 млн. т рыбы, моллюсков и ракообразных, причём доля первых составила 55 %, а вторых – 44.5 %; при этом в аквакультуре моллюсков доминировали мидии (67 %) и устрицы (26.3 %) (Ackefors, 1996). Во многих странах мира разведение мидий составляет одну из важнейших отраслей аквакультуры. Так, по данным ФАО (Review of the state of world aquaculture; 1997), в 1995 г. в восточной Азии (Китай, Япония, Тайвань, Гонконг, Северная Корея и Южная Корея) вырастили 75 тыс. т корейской мидии. Для сравнения, в том же году в России и Украине было выращено всего 1075 т средиземноморской мидии. В 1999 г. в Корее было выращено около 257 тыс. т моллюсков, в том числе 15135 т мидии; площади, занятые хозяйствами по выращиванию моллюсков, составили более 45 тыс. га. В 2002 г. общая мировая продукция обыкновенной (голубой) мидии составила 386 тыс. т.

Однако, усилия специалистов, занимающихся выращиванием моллюсков, могут не дать ожидаемого результата по причине возникших в хозяйствах эпизоотий, вызванных различными организмами из числа простейших, гельминтов или ракообразных. Иногда возбудителями болезней становятся вирусы, бактерии или же грибы, для которых высокая скученность моллюсков на искусственных субстратах, слабый водообмен и обилие органики в этих местах создают

благоприятных условиях для их развития. Особенно часто вирусные и бактериальные болезни возникают при выращивании личинок моллюсков, поскольку условия их культивирования – непроточная вода, обогащённая метаболитами личинок и скармливаемых им водорослей, высокие плотности личинок, – исключительно благоприятны для развития микрофлоры. Определённую роль в развитии патологий и гибели моллюсков может сыграть загрязнение окружающей среды поллютантами органической и неорганической природы. Не следует забывать и о том, что сами моллюски, в силу присущего им свойства накапливать в своём организме патогенные вирусы или токсические вещества, попадающие в окружающую среду со сточными водами в результате хозяйственной деятельности человека или продуцируемые в ней, например, динофлагеллятами, становятся опасными для здоровья людей. И, наконец, не менее интересен и тот факт, что в последнее время у моллюсков регистрируют ранее неизвестных у них паразитических организмов, отдельные представители которых, как, например, криптоспоридии, хотя и не вызывают у них патологических изменений, но представляют серьёзную опасность для здоровья человека.

По этой причине эффективное развитие морской аквакультуры в решающей мере зависит от результатов изучения как экологической и эпизоотологической ситуации в районах размещения хозяйства, так и паразитофауны не только выращиваемых объектов, но и обитающих в районе хозяйства массовых видов гидробионтов. Помимо истинных паразитов, следует изучать также и некоторых комменсалов и даже хищных животных, а также отдельные виды из категории вредителей, поскольку при стрессовых ситуациях, каковые могут возникать в хозяйствах, не только паразитические, но и комменсальные и даже свободноживущие виды могут становиться патогенными для выращиваемых животных. Таким образом, паразитологический контроль должен быть одной из составляющих биотехнологии выращивания любых видов организмов, в том числе и моллюсков.

К настоящему времени количество работ, в которых в той или иной степени затрагиваются вопросы таксономии, экологии, биологии, географии и патогенности паразитов и комменсалов, встречающихся у моллюсков естественных и искусственных поселений, огромно. Однако же, если говорить о состоянии паразитологи-

ческой изученности выращиваемых моллюсков, то подавляющее большинство работ посвящено устрицам (что, впрочем, и не удивительно, если учесть хозяйственную ценность этих моллюсков), у которых, кстати, известно и наибольшее число патогенов. Так, если сравнить информацию по инфекционным болезням и паразитам устриц и мидий, содержащуюся в одном из синопсисов (Bower, 2001), то мы увидим, что для устриц приведены сведения по 53 болезням и патогенам, а для мидий – по 24.

На общем фоне обилия публикаций по паразитологии и патологии моллюсков, в том числе и мидий, следует отметить фактически полное отсутствие обобщающих сводок по отдельным группам выращиваемых моллюсков, включая мидий. За исключением двух небольших изданий, опубликованных более 15 лет назад и посвящённых мидии Чёрного моря, – монографии «Паразиты, комменсалы и болезни черноморской мидии» (Гаевская и др., 1990а) и справочника «Симбионты, обрастатели и вредители черноморских мидий» (Гаевская и др., 1990б), других подобных сводок нет.

В то же время, за годы, прошедшие после издания указанных выше работ, паразитологические исследования беспозвоночных не только значительно расширились, но и приобрели качественно новое развитие. Внедрение в практику таксономических исследований паразитов новых методов, в частности молекулярно-генетических, заставило по-новому взглянуть на таксономический статус отдельных видов и групп вирусов, бактерий, споровиков, гельминтов, многие из которых оказались сборными, т. е. представленными несколькими видами и даже родами. Одновременно произошли кардинальные изменения в таксономии отдельных групп простейших (например, кокцидий, перкинсусов, микроспоридий) и гельминтов (например, турбеллярий) на уровне высших таксонов – типов, классов, отрядов и т. п. Эти изменения заставляют по-новому осмыслить вопросы патогенности отдельных возбудителей болезней моллюсков, а, следовательно, и более дифференцированно подходить к разработке мероприятий по профилактике и терапии этих заболеваний.

И ещё одна немаловажная деталь: в последние годы наблюдается расширение ареала многих видов патогенов, обусловленное их переносом с интродуцируемыми организмами, а также случайным заносом с балластными водами судов (Гаевская, 2004). Оказавшиеся в новом для себя водоёме вселэнцы могут нарушить устоявшуюся

систему связей в местных экосистемах и нанести им значительный ущерб.

Всё сказанное выше, а также то обстоятельство, что марикультуре мидий, в том числе и в водах Украины, в последние годы уделяется всё большее внимание, и побудило меня написать данную работу. В её основу положены материалы собственных паразитологических исследований мидии Чёрного моря и весь доступный массив опубликованных данных по паразитологии и патологии мидий Мирового океана. Настоящая монография является первой из серии работ по организмам различных систематических групп – вирусам, бактериям, простейшим, водорослям, грибам, гельминтам, ракам и моллюскам, встречающимся в сообществах мидий Мирового океана. Совершенно очевидно, что в них речь пойдёт не только о паразитах и вызываемых ими патологиях, но и о тех комменсальных и свободноживущих организмах, которые обитают в естественных и/или искусственных поселениях мидий и при определённых условиях превращаются во врагов этих моллюсков. Отдельный выпуск предполагается посвятить мидиям как переносчикам и источнику различных болезней человека, включая его интоксикацию ядами растительного и животного происхождения, содержащимися в этих моллюсках.

Автор благодарит администрацию Института биологии южных морей НАН Украины за предоставленную возможность выполнить настоящую работу, лично В. К. Мачкевского, В. С. Муханова и Д. Я. Слипецкого за техническую помощь при сканировании отдельных иллюстраций для данной серии монографий.

ГЛАВА 1

МИДИИ (*MYTILUS*, MYTILIDAE) – ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ, ЭКОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Интересующие нас моллюски – мидии (*Mytilus*) относятся к классу двустворчатых моллюсков, или двустворок (*Bivalvia*, или *Lamellibranchia*). Это – двусторонне-симметричные животные, с раковиной, образованной двумя створками различной формы. Створки охватывают тело с боков и соединены на спинной стороне эластичной связкой – лигаментом. У спинного края створки расположена её выступающая часть – макушка. Створка образована тремя слоями: наружный (конхиолиновый) слой состоит из рогоподобного органического вещества; средний (призматический) – из призматических кристаллов извести; внутренний (перламутровый) – из пластинчатых кристаллов извести. Утолщённый спинной край створки у большинства двустворок снабжён особыми выступами – зубами, образующими замок. Смыкание створок осуществляется одним или двумя мускулами (аддукторами, или замыкателями). Тело моллюска одето мантией, наружная поверхность которой выделяет раковину. Мантия состоит из правой и левой лопастей, которые срастаются по брюшному краю, образуя несколько отверстий, через которые мантийная полость сообщается с внешней средой. С брюшной стороны тело моллюска обычно имеет мускулистый вырост, называемый ногой. В ноге заключена биссусная железа, выделяющая шёлкоподобные нити – биссусы, при помощи которых моллюск прикрепляется к субстрату. В мантийной полости расположены жабры – по одной с каждой стороны тела. Пищеварительная система состоит из пищевода, желудка, печени, средней и задней кишки. Кровеносная система незамкнутая. Половые железы парные, располагаются вдоль спинной стороны тела. Двустворки – раздельнополые или гермафродитные животные; оплодотворение, как правило, наружное. Вышедшая из яйца пелагическая личинка претерпевает метаморфоз, распадающийся-

ся обычно на 3 фазы – трохофора, велигер, великонх. По характеру питания двустворки – фильтраторы, собиратели или хищники.

Если следовать вниз по иерархической лестнице, то выяснится, что мидии относятся к отряду Mytiolida Férussac, 1822, а в нём входят в семейство Mytilidae Rafinesque, 1815. Моллюски этого семейства обладают равносторонней, треугольной или неправильно четырёхугольной раковиной. Створки равных размеров. Макушка сдвинута на передний конец. Замок редуцирован, иногда имеется несколько бугорков. Лигамент наружный. Мускульных отпечатков два: передний, меньший, расположен у самой макушки; задний, крупный, хорошо заметен. Сильно развит биссус. Около 30 родов, некоторые из них имеют промысловое значение. Нас интересует род мидий – *Mytilus* L., 1758.

Моллюски рода мидий обладают более или менее клиновидной раковиной, форма которой подвержена значительной вариабельности даже в пределах одного вида; макушка расположена на переднем конце. Поверхность раковины гладкая, с тонкими линиями нарастания. Цвет раковины голубовато-чёрный, сине-чёрный, чёрный, коричневый, фиолетовый. Внутренняя поверхность раковины жемчужно-белая, с широким краем фиолетового, тёмно-голубого или голубоватого цвета. Под макушкой расположены 1 – 4 мелких зубчика. Лигамент тянется вдоль спинной стороны до 1/3 длины раковины. На брюшной стороне на небольшом участке раковины плотно смыкаются, образуя отверстие для биссуса. Большинство видов достигает половозрелости в первый год жизни. Мидии – сидячие формы и прикрепляются при помощи биссусных нитей к твёрдому субстрату – скалам, камням, гальке, подводной части доков, свай, другим крупным моллюскам (довольно часто встречаются, например, на устрицах); живут также на песке и даже иле. В свою очередь, раковина мидии служит субстратом для многочисленных прикреплённых организмов – водорослей, губок, ракообразных, мшанок, асцидий и т.д. Обитают мидии в эстуариях и прибрежных участках морей, как правило, образуя многочисленные поселения. Обычно эти моллюски не покидают место прикрепления к субстрату, но при необходимости могут откреплять биссусные нити и покидать его. Личинки переносятся пассивно в поверхностных слоях воды на значительные расстояния. Все мидии – фильтраторы, питаются фитопланктоном.

Род имеет практически всеветное распространение, но не очень многочислен по количеству видов: по разным оценкам, он насчитывает от 5 до 8 видов. Типовой вид рода – *Mytilus edulis* L., 1758.

Mytilus californianus Conrad, 1837 – калифорнийская мидия (California blue mussel, California sea mussel, Californian mussel)¹. Распространена у тихоокеанского побережья США от Аляски и Алеутских о-вов на севере до южной части Калифорнийского залива. Обитает в прибрежье до глубины 24 м. Достигает длины 13 см. Этот вид часто ошибочно принимают за *M. galloprovincialis* или *M. trossulus*, более обычных в защищённых местах (рис. 1). Перечисленные виды



отличаются от калифорнийской мидии гладкими створками, отсутствием радиальных колец, сильным закруглением у верхушки раковины, меньшей выемчатостью.

Рис. 1 *Mytilus galloprovincialis* /*trossulus* (вверху) и *Mytilus californianus*

(внизу) (из: <http://www.marine.gov/mytilus.html>)

M. coruscus Gould, 1861 (= *M. crassitesta* Lischke, 1868) – корейская мидия (Korean mussel). Индо-пацифический вид. Обитает в водах Кореи, Японии, восточного Китая, Тайваня, Гонконга. Достигает в длину 14 см.

M. edulis L., 1758 – обыкновенная, или голубая, или съедобная, мидия (Atlantic blue mussel, bay mussel, blue mussel, common blue mussel, common mussel, edible blue mussel) (рис. 2). Ареал охватывает

¹ Здесь и далее приведены названия, под которыми тот или иной вид мидий может встретиться в англоязычной литературе.

Белое море, атлантические и средиземноморские берега Европы и атлантическое побережье Северной Америки. Имеется информация о её появлении у западных берегов США и Канады. Образует несколько подвидов и форм. Легко скрещивается с *M. galloprovincialis*. Эвригалинный и эвритермный вид. Вырастает до 8 см.

M. edulis f. *chilensis* (Hupé, 1840) – чилийская мидия (Chilean mussel). Местная форма голубой мидии. Обитает у тихоокеанских берегов Южной Америки.

M. edulis planulatus Lamarck, 1819 – австралийская мидия (Australian mussel, blue mussel). Подвид голубой мидии. Распространена в водах южной Австралии, Тасмании и Новой Зеландии. В южной Австралии в течение первых 4 – 6 мес. вырастает до 4 см и достигает коммерческих размеров менее чем за год.

Blue Mussel (*Mytilus edulis*)

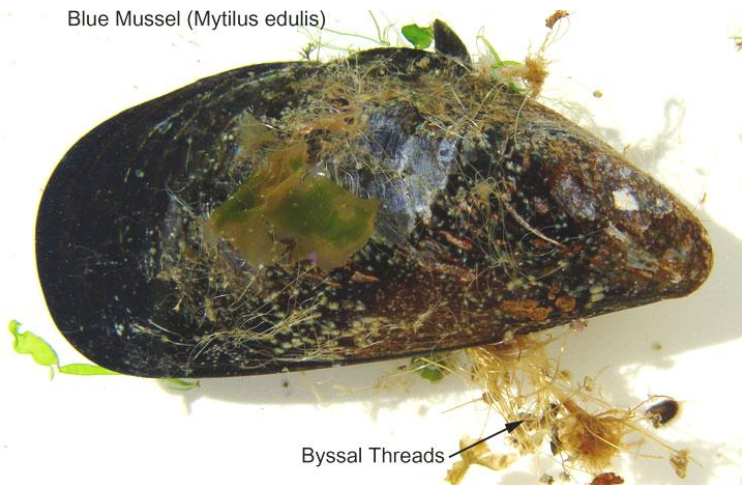


Рис. 2 *Mytilus edulis* (из: http://alpha2.bigelow.org/mitzi/lib_mid_an.html) (Byssal Threads – биссусовые нити)

M. edulis platensis D'Orbigny, 1846 – аргентинская мидия (Argentinean mussel). Подвид голубой мидии. Обитает вдоль атлантических берегов Южной Америки, у Фолклендских о-вов и Кергелена.

M. galloprovincialis Lamarck, 1819 – средиземноморская мидия (bay mussel, blue mussel, Mediterranean blue mussel, Mediterranean mussel). Обитающую в Чёрном море *M. galloprovincialis* обычно на-

зывают черноморской мидией. Средиземноморская мидия – умеренно-тепловодный вид, нативный ареал которого включает Чёрное, Адриатическое и Средиземное моря. Может достигать длины 15 см, но обычно вырастает до 5 – 8 см. В настоящее время распространилась в умеренных водах практически по всему Мировому океану. Её регистрируют у атлантических берегов Европы, на Гавайях, по обоим берегам Северной Америки, в Японии, Китае, Южной Африке, Австралии, Тасмании и Новой Зеландии. Поскольку во всех новых для вида районах его отмечают первоначально близ крупных портов, предполагается, что основным источником расселения моллюска являются балластные воды судов (Branch, Stephanni, 2004). Из-за негативных изменений, вызываемых вселенцем в местных сообществах, средиземноморскую мидию включили в число 100 «наихудших вселенцев мира» (“World’s Worst” invaders). *M. galloprovincialis* часто ошибочно принимают за *M. edulis*. По этой причине, например, время появления средиземноморской мидии в водах Калифорнии установить фактически невозможно (предположительно, между 1900 и 1947 гг.), т.к. её принимали там за нативный вид – *M. edulis*. В то же время, по мнению ряда исследователей (напр., Gosling, 1984), различия между этими видами столь малы, что *M. galloprovincialis* представляет собой, скорее всего, расу или подвид *M. edulis* – *M. edulis galloprovincialis*. Довольно трудно отличить этот вид и от *M. trossulus*, т.к. внешне они очень похожи. Оба вида дают гибридную форму, внешне не отличающуюся от родителей.

M. trossulus Gould, 1850 – тихоокеанская голубая мидия (bay mussel, foolish mussel, Pacific blue mussel). Умеренно-холодноводный вид. Достигает длины 6 – 10 см. Родина тихоокеанской мидии – северо-западная Пацифика. В настоящее время вид встречается вдоль тихоокеанских берегов Северной Америки, Азии, в восточной Канаде; найдена даже в Балтийском море. Гибридизация между этим видом и средиземноморской мидией, довольно часто встречающаяся в природе, в ряде случаев может поставить под сомнение правомочность определения обнаруженных особей мидии как *M. trossulus*.

Широкое распространение мидий в прибрежных зонах Мирового океана и его морей, высокая плотность образуемых ими поселений, значительная биомасса и мощная фильтрационная активность, в сочетании с определённой экологической пластичностью этих моллюсков, определяют масштабность и многоплановость их роли в

функционировании большинства прибрежных сообществ. Мидии – это не только кормовая база многих водных животных и даже околоводных птиц, не только субстрат для многих прикрепленных животных и среда обитания различных симбиотических организмов, но и естественный биофильтр акватории. От состояния мидийных поселений в прибрежной зоне моря во многом зависит экологическое благополучие этих районов.

Высокие вкусовые качества мяса мидий, их пищевая и фармацевтическая ценность стали причиной того, что практически все перечисленные выше виды и подвиды мидий являются объектами разведения во многих странах мира. Несколько подобных примеров, количество которых может быть увеличено в несколько раз, было приведено на стр. 9. Более того, именно отрасль хозяйства, именуемая культивированием моллюсков, стала причиной расселения отдельных представителей рода мидий в новые для них регионы. Например, обыкновенную мидию разводят не только в хозяйствах Европы (Швеция, Норвегия, Голландия, Великобритания, Германия, Франция, Испания), но и в Канаде, США и даже в Африке, в Намибии, где этот моллюск ранее не обитал; средиземноморскую мидию в настоящее время выращивают в хозяйствах Китая и Японии.

Учитывая неизбежность появления в поселениях мидий организмов, могущих при благоприятных для них условиях стать патогенными для этих моллюсков и, в итоге, нанести определённый экономический ущерб хозяйству, их изучению во всём мире в последние годы уделяется всё большее внимание. В результате выполненных исследований уже сейчас можно сказать, что видовой состав поселенцев мидий очень богат и включает представителей как вирусов и бактерий, так и различных эукариот, в том числе простейших, животных, грибов и даже растений. Они могут поселяться как в различных органах и тканях моллюсков, так и на поверхности их тела и створках раковины, а также в толще последней. Среди этих организмов встречаются виды, потенциально опасные для здоровья человека, что также необходимо учитывать при организации хозяйств по выращиванию мидий и последующей реализации товарной продукции. Однако список нежелательных поселенцев на мидийных банках и плантациях довольно велик и далеко не исчерпывается паразитическими организмами. Отдельные виды свободноживущих моллюсков или ракообразных, а также другие организмы, живущие в мидийных

сообществах, хотя в ряде случаев и не вступают в непосредственный контакт с этими моллюсками, но конкурируют с ними за пищу, субстрат, т. е. за жизненное пространство. И, наконец, целая группа хищников, в частности некоторые моллюски, такие как рапана или же устричный сверлильщик, активно нападающие на мидий, являются их врагами и могут нанести серьёзный урон мидийным поселениям.

Схематический рисунок (рис. 3) внутреннего строения мидии, приведённый ниже, поможет ориентироваться в последующем тексте при обозначении мест локализации того или иного патогена.

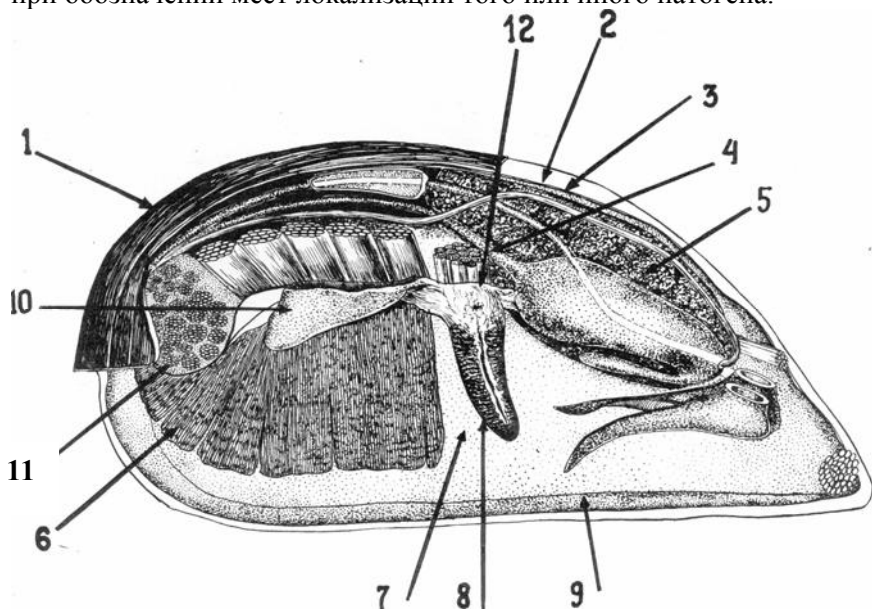


Рис. 3 Схема внутреннего строения мидии: 1 – наружная поверхность створки; 2 – толщина раковины; 3 – внутренняя поверхность створки; 4 – кишечник; 5 – гепатопанкреас; 6 – жабры; 7 – гонада; 8 – нога; 9 – мантия; 10 – мезосома; 11 – мускул-замыкатель; 12 – биссусная железа (из: Гаевская и др., 1990б)

ГЛАВА 2

ЦАРСТВО PROTOZOA (GOLDFUSS, 1818) OWEN, 1858

Protozoa – это организмы, стоящие на клеточном уровне организации. Среди них имеются одноклеточные, колониальные, многоядерные и многоклеточные формы; все они отличаются как в морфологическом, так и в физиологическом отношениях. Клетка простейших имеет общеклеточные органоиды: мембрану, ядро, митохондрии, рибосомы, эндоплазматическую сетку, аппарат Гольджи, а также лизосомы. Внешняя мембрана ограничивает цитоплазму, которая имеет два слоя: внешний – эктоплазму и внутренний – эндоплазму. Все перечисленные органоиды располагаются в эндоплазме. Помимо того, в клетке простейших могут встречаться и другие органеллы, специфичные для разных типов. У многих простейших есть пищеварительные вакуоли, образующиеся вокруг пищевых частичек. Сократительные вакуоли выводят из клетки излишки воды вместе с продуктами распада, регулируют осмотическое давление. Дыхание осуществляется всей поверхностью тела. Размножаются простейшие как половым, так и бесполом путём. В случае полового размножения вследствие деления ядра и цитоплазмы образуются половые клетки (гаметы), которые сливаются попарно и формируют зиготу. При бесполом размножении ядро вытягивается и делится надвое поперечной перегородкой. Образовавшиеся ядра расходятся в противоположные участки клетки, которая также перешнуровывается посередине. В результате образуются две дочерние особи. Для многих простейших характерно образование цист.

Простейшие живут в морской и пресной воде, влажном грунте, болотах, многие являются паразитами человека, животных и растений. Не являются исключением в этом отношении и мидии (*Mytilus*), дающие приют десяткам видов этих организмов, многие из которых оказываются далеко не безвредными для моллюска, а некоторые из них даже опасны для здоровья человека.

В своё время Protozoa рассматривались единым типом в царстве протист – Protista. С середины 70-х годов прошлого столетия общая классификация этой группы претерпела существенные изменения; работы в данном направлении продолжают и по сей день. В немалой степени это связано с внедрением в практику таксономических исследований столь сложной группы организмов, каковыми являются простейшие, электронно-микроскопических и молекулярно-генетических методов. В результате, в настоящее время в царстве Protozoa разные авторы насчитывают 7, 13, 19 и даже 45 типов. Скорее всего, первая и последняя цифры представляют своеобразную крайность в оценке состава данного царства. По одной из последних сводок (Cavalier-Smith, 2004), в Protozoa, представляющих одно из шести царств природы, входят 13 типов.

ТИП METAMONADA (GRASSÉ, 1952) CAVALIER-SMITH, 1981

КЛАСС TREPOMONADEA CAVALIER-SMITH, 1993

Как уже отмечено выше, в систематику простейших в последние годы внесены существенные изменения. В результате подобных перестроек интересующее нас семейство Hexamitidae, чьи представители обнаружены у мидий, в настоящее время рассматривается в классе Trepomonadea типа Metamonada (Brands, 1989 – 2005). Ранее его относили к классу Parasitomonada типа Mastigophora, или же к классу Diplomonadida типа Zoomastigina¹. Вместе с тем, во многих работах, публикуемых в последнее время (см., например, Sterud et al., 2003), это семейство по-прежнему относят к отряду Diplomonadida класса Zoomastigophora типа Sarcomastigophora. Не вдаваясь в дискуссию по этому поводу, отмечу только, что в тексте данной работы, которая является не таксономической, а носит, скорее, обзорный характер, в систематике таксонов, по возможности, учтены самые последние из-

¹ Здесь и далее по тексту, особенно при характеристике высших таксонов, приведена краткая информация о тех изменениях, которые они претерпели в последнее время. Сделано это для того, чтобы читатель, встретив в литературе название того или иного организма в иной, чем в данной работе, таксономической категории, мог бы сориентироваться в его статусе.

менения (Brands, 1989 – 2005). Согласно цитируемой работе, гексамитиды относятся к отряду Distomatida Klebs, 1892.

Отряд Distomatida Klebs, 1892

В составе отряда одно семейство – Нехамитиде.

Семейство Нехамитиде²

Из 5 родов, известных в данном семействе, у мидий зарегистрированы представители одного – *Hexamita* Dujardin, 1838.

Род *Hexamita* Dujardin, 1838

Очень мелкие одноклеточные организмы, снабжённые 4 – 6 передне-боковыми и 2 задними жгутиками. Характерной особенностью гексамит является отсутствие митохондрий, наличие кариомастигонтов (состояние, при котором мастигонт соединён с ядром) и образование цист. Одни авторы рассматривают гексамит в качестве паразитов морских двустворчатых моллюсков, другие – как нечто среднее между паразитами и комменсалами, а, по мнению некоторых исследователей, гексамиты являются сапробионтами, поселяющимися только в погибающих или уже погибших от каких-либо болезней моллюсках. Типовой вид – *Hexamita inflata* Dujardin, 1841.

***Hexamita nelsoni* Schlicht et Mackin, 1968 – гексамита Нельсона (рис. 4)**

Хозяин: мидия средиземноморская.

Локализация: желудок, кишечник.

Район обнаружения: Чёрное море (от берегов Одессы до Нового Света).

Историческая справка. Первоначально этот паразит, найденный в конце 19-го века у обыкновенной устрицы, был описан под названием *Hexamita inflata* Dujardin, 1841. Однако Дюжардин (Dujardin, 1841), в своё время описавший этот вид, сообщил тогда о нём как о солоноватоводном сапробионте, и потому корректность

² Ни в одном из проанализированных мною источников (несколько десятков), в которых по той или иной причине упоминается семейство Нехамитиде, даже в «Systema Naturae 2000», не удалось обнаружить его автора.

определения устричного паразита была поставлена под сомнение. В результате исследования дополнительного материала по этому виду он был описан как новый представитель *Hexamita* – *H. nelsoni* Schlicht et Mackin, 1968. Долгие годы его регистрировали только у устриц родов *Ostrea*, *Crassostrea* и *Saccostrea*, отмечая или как *H. inflata*, или же вообще не определяя видовую принадлежность (цит. по Гаевской и др., 1990а). У мидий его впервые обнаружил в Чёрном море А. В. Рыбаков, но не установил тогда его систематической принадлежности (цит. по Гаевской и др., 1990а). В 1987 г. А. В. Рыбаков и Е. В. Холодковская сообщили о находке ими в кишечнике мидий из северо-западной части Чёрного моря единичных экземпляров *Hexamita*.

Описание. Тело овальной или слегка грушевидной формы, прозрачное, размерами 8 – 16 x 3 – 8 мкм (в среднем 12.1 x 5.4). В переднем конце тела располагаются два крупных ядра, их диаметр 2 – 3 мкм; ядра имеют нечётко различимое маленькое центральное тельце и хроматин в виде периферического кольца или периферических гранул. Имеется аксостиль, задние концы которого выдаются за задний край тела. Латерально расположены две группы ризопластов, по три в каждой, между ядрами – одна группа из двух ризопластов.

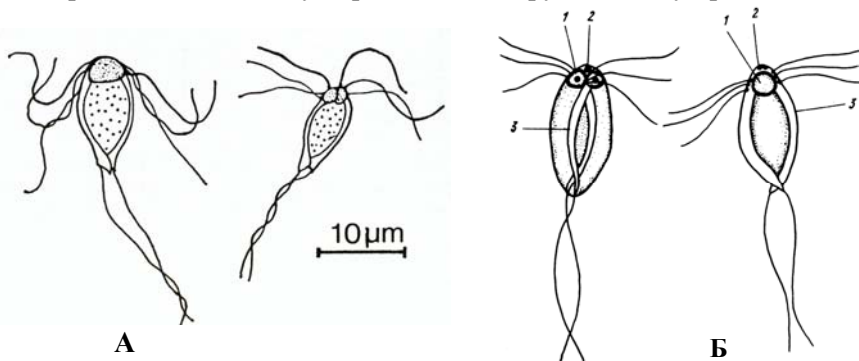


Рис. 4 *Hexamita nelsoni*: А – из пищеварительной железы устрицы (из: Lauckner, 1983); Б – из мидии: слева – вид сбоку; справа – вид спереди (1 – ядро; 2 – блефаропласт; 3 – аксостиль) (из: Гаевская и др., 1990а)

Из каждого ризопласта, расположенного латерально, вырастает жгутик; в итоге передний конец снабжён 3 парами жгутиков,

плохо различимых у живых особей. Аксостиль начинается от ризопластов, расположенных между ядрами, и переходит в пару длинных жгутиков на заднем конце тела. Цитоплазма гомогенная, иногда с включениями. Сократительная вакуоль отсутствует.

Биология. Жизненный цикл *H. nelsoni* достоверно не изучен. Известно, что этот жгутиконосец встречается также и в свободном состоянии.

Распространение. В Чёрном море *H. nelsoni* обнаружена у мидий от Одесского залива до восточного побережья Крыма (Новый Свет) (Гаевская и др., 1990а). По всей видимости, она приурочена к моллюскам старших возрастов, т.к. впервые появляется у особей, достигших длины 40 мм. В наших исследованиях доля заражённых особей в естественных поселениях варьировала от 0.35 до 10 %; максимальная встречаемость была зарегистрирована в Тендровском заливе, самая низкая – в районе Нового Света (Гаевская и др., 1990а). Мидии из скального биоценоза и обрастания гидротехнических сооружений оказались заражены в 2 раза выше моллюсков донных поселений (3.94 ± 0.61 % против 1.99 ± 0.66 %). Заражённость коллекторных мидий в большинстве районов в среднем была близка к таковой мидий естественных популяций. Однако в Егорлыцком заливе, где была исследована одна проба мидий, выращенных в садках, встречаемость гексамиты составила 35 ± 8.06 %.

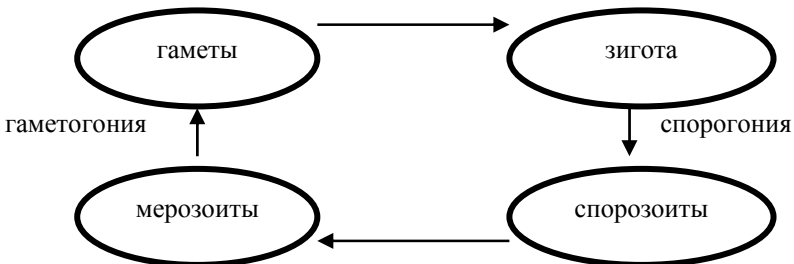
Патология. Выраженной патологии, вызванной гексамитой, у мидий до настоящего времени не выявлено. Однако *H. nelsoni* известна как возбудитель заболевания устрицы *Ostrea edulis*, приведшего к массовой смертности моллюсков на фермах Голландии и восточного побережья США (цит. по Lauckner, 1983). Одной из причин, провоцирующих возникновение болезнетворного процесса у устриц, считается ухудшение условий их жизни. В кишечном эпителии моллюсков были обнаружены «внутриклеточные» стадии паразита, однако характер патогенеза изучен недостаточно. Причиной гибели устриц, по-видимому, стало нарушение пищеварительной функции у хозяина, вызванное массовым размножением паразита (Lauckner, 1983).

ТИП APICOMPLEXA LEVINE, 1970

Название типа связано с наличием у этих организмов уникального апикального (верхушечного) комплекса, имеющего 1 или 2 полярных кольца на переднем конце клетки, а также коноид (цилиндрический полый конус), лежащий внутри полярного кольца. Апикальный комплекс функционально связан с секреторными органеллами, называемыми микронемами и роптриями (мембранные структуры, которые вырабатывают растворяющие белок ферменты), вместе служащими для прикрепления к хозяину и, у представителей большинства таксонов, для внутриклеточной инвазии. Микротрубочки, расположенные под пелликулой, тянутся назад параллельно длинной оси клетки и, вероятно, служат опорой клетки. Реснички и жгутики отсутствуют, за исключением микрогамет у некоторых таксонов. Жизненный цикл сложный и состоит из трёх фаз: мерогонии (бесполой процесс), гаметогонии (половой процесс) и спорогонии (бесполой) (рис. 5). У некоторых представителей Apicomplexa та или иная стадия жизненного цикла может выпадать. Паразитируют в полости тела и тканях многоклеточных животных.

Apicomplexa – один из типов простейших, выделяемых многими исследователями в настоящее время (иногда его называют Apicomplexata). Первоначально члены этого типа были включены в тип Sporozoa; иногда их рассматривали в нём как споровиков (sporozoans). Вместе с тем, в «Systema Naturae 2000», на которую довольно часто делается ссылка в данной работе, Apicomplexa включены в тип Myxozoa в ранге подтипа (Brands, 1989 – 2005).

В настоящее время описано более 4600 видов Apicomplexa, однако число неописанных видов может быть в 10 раз большим (Leander et al., 2003).





мерогония

Рис. 5 Схема жизненного цикла *Aricomplexa*

Согласно современной систематике, тип объединяет два класса – *Conoidasida* и *Aconoidasida*. В мидиях паразитируют представители первого из них.

КЛАСС CONOIDASIDA LEVINE, 1988

Подкласс Gregarinasina Dufour, 1828

Паразиты пищеварительного тракта или полости тела беспозвоночных животных. В составе подкласса 3 отряда. У мидий зарегистрированы представители одного из них – *Eugregarinorida* Legér, 1900.

Отряд Eugregarinorida Legér, 1900

Семейство Porosporidae Labbé, 1899

Пороспорида относятся к отряду *Eugregarinorida*, примечательной особенностью представителей которого является отсутствие в их жизненном цикле процесса мерогонии.

В семействе три рода – *Porospora* Schneider, 1875, *Nematopsis* Schneider, 1892 и *Pachyospora* Théodoridès, 1961. В мидиях обнаружены представители рода *Nematopsis*. Кроме того, у голубой мидии в зал. Петра Великого (Японское море) были найдены грегарины, которых условно отнесли к сем. *Porosporidae* (Рыбаков, 1986).

Род *Nematopsis* Schneider, 1892

Род описан более 100 лет назад (в 1892 г.) по ооцистам, найденным в мантии моллюска *Solen vagina* во Франции. Из-за отсутствия в те годы полной информации о стадиях развития паразита, видовое название ему не было дано (цит. по: Lauckner, 1983). В последующие годы представителей *Nematopsis* регистрируют у разных видов моллюсков, а затем и у ракообразных. При этом выяснилось, что моллюски играют роль только промежуточного хозяина в жизненном цикле нематопсисов и с ними связан процесс спорогонии паразита, а окончательными хозяевами являются ракообразные, в которых происходит половое размножение гregarин. В основу разделения видов

Nematopsis, каковых насчитывают более 30, положены небольшие морфологические различия ооцист и особенности их локализации.

Существует мнение (см. Clopton, 2000), что *Nematopsis* может оказаться младшим синонимом *Porospora*. Однако положительно или отрицательно решить этот вопрос можно только после экспериментального исследования жизненного цикла пороспорида.

Виды *Nematopsis* широко распространены у моллюсков. В настоящее время они известны у многих двустворок (устриц, гребешков, мии, сердцевидок), некоторых гастропод и даже хитона, и их отмечают фактически по всему Мировому океану. В частности, у мидий в разные годы регистрировали *N. schneideri* и *N. legeri* de Beachamp, 1910, а также не определённые до вида *Nematopsis* spp. Что касается первого из них, то этот вид сейчас относят к *Nematopsis portunidarum* Léger et Duboscq, 1913, обнаружение которого у мидий вызывает определённые сомнения.

Иногда идентификацию найденных у мидий грегаринов доводят только до родового уровня – *Nematopsis* sp. (напр., Da Ros, 1985). Поскольку единственным достоверным и, к тому же, достаточно хорошо изученным видом *Nematopsis*, зарегистрированным у мидий, является *N. legeri*, ограничусь его описанием.

***Nematopsis legeri* De Beachamp, 1910 –**
нематопсис Легера (рис. 6)

Хозяева: мидии – калифорнийская, средиземноморская, обыкновенная (голубая).

Локализация: соединительные ткани, чаще всего жабры.

Район обнаружения: Чёрное, Адриатическое, Средиземное моря, атлантическое побережье Франции, атлантическое и тихоокеанское побережье США.

Историческая справка. Вид первоначально описан под названием *Nematopsis mediterranen* Léger, 1905. Это видовое название оказалось *nomen oblitum*, т.е. «забытым названием», и в 1910 г. паразита назвали в честь его первооткрывателя, а именно – нематопсис Легера (*Nematopsis legeri* de Beachamp, 1910). Спустя 15 лет его переописали как члена рода *Porospora* – *P. galloprovincialis* Léger et Duboscq, 1925. Вместе с тем, род *Porospora* отличается от *Nematopsis* отсутствием ооцист: спорозоиты у представителей этого рода располагаются не-

посредственно в лейкоцитах хозяина (у *Nematopsis* спорозоит находится в ооцисте) (Clopton, 2000). По поводу возможной синонимизации этих родов см. выше.

Описание. Ооцисты овальной формы, один конец несколько заострён, другой – более округлый. Средний размер ооцист из мидий 12.5 x 8.5 мкм (по другим данным, 14.5 x 8.5 мкм или же 15.4 x 7.7 мкм). Заключённый в ооцисту червеобразный спорозоит имеет в длину 21 – 24 мкм, свёрнут вдвое и окружён тонкой внутренней эндоспорой и толстой стекловидной внешней эписпорой.

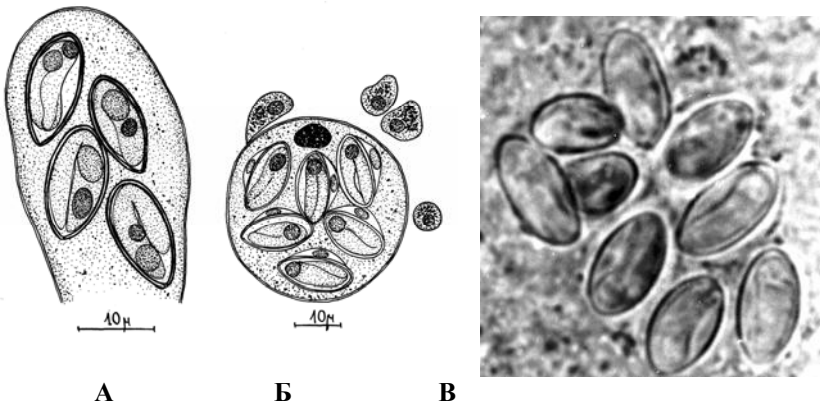


Рис. 6 *Nematopsis legeri* из черноморской мидии (А, Б – из: Белофастова, 1996; В – оригинал)

Ооцисты располагаются группами (при сильной инвазии в несколько слоёв), иногда занимая обширные участки кровеносного русла жабр моллюска.

Биология. Сведения о биологии вида приведу по материалам, полученным сотрудниками отдела экологической паразитологии ИнБЮМ (Белофастова, 1996, 1997; Гаевская и др., 1990а) на Чёрном море. Вегетативное и половое размножение паразита происходит в пищеварительном тракте каменного краба (*Eriphia verrucosa*), спорогония – в соединительных тканях пластинчатожаберных и брюхоногих моллюсков. Попавшие в ракообразных спорозоиты выходят из ооцист, внедряются в эпителий кишечника и начинают расти, превращаясь в гамонтов – наиболее длительную фазу цикла развития

паразита. Он обладает некоторой подвижностью и может менять форму. Достигшие максимального размера гамонты-сателлиты формируют линейные или вильчатые ассоциации – сизигии, которые инцистируются в гамонтоцисты диаметром до 150 мкм. Последующие образования изогамет, зигот и многоядерных спорангов происходят внутри гамонтоцист в заднем отделе кишечника ракообразных. После экзогенного почкования спорангов образуются споробласты, которые формируются в сферическую розетку диаметром до 8 мкм, называемую гимноспорой и характерную исключительно для данного семейства грегариин. Число гимноспор в гамонтоцисте достигает тысячи, а число споробластов в гимноспоре – нескольких сотен. Гимноспоры являются переходными структурами, в которых спорогония задерживается до тех пор, пока споробласты не попадут в промежуточного хозяина, т.е. в моллюска. После выхода во внешнюю среду оболочка гамонтоцисты разрывается, и выпавшие из них гимноспоры вместе с током воды заносятся в мантийную полость моллюска. Благодаря постоянному движению ресничек жабр, гимноспоры соприкасаются с ними и оседают, раздражая эпителий. Скапливающиеся в таких местах фагоциты захватывают гимноспору и увлекают её через эпителиальный слой в жаберные лакуны. Здесь оболочки клетки-переносчика и гимноспоры разрушаются, а споробласт, захваченный новыми фагоцитами, развивается в червеобразный спорозоит. Спорозоит быстро растёт, достигает длины 10 – 15 мкм и начинает формировать собственные оболочки, переходя в стадию ооцисты. Ооцисты, локализующиеся в жабрах моллюска, представляют собой инвазионную стадию, способную к развитию трофозоитов в кишечнике окончательного хозяина, т.е. ракообразных. Весь процесс в моллюске занимает 20 – 30 дней.

Экспериментально жизненный цикл *N. legeri* не расшифрован, отсутствует в литературе и его детализированная схема, поэтому приведу схему жизненного цикла родственного вида, паразитирующего у устриц, – *N. ostrearum* Prytherch, 1938 (рис. 7). Кстати, эту классическую схему включают в свои сводки многие авторы (см., напр., Clopton, 2000; Lauckner, 1983).

Распространение. *N. legeri* широко распространён по всему Мировому океану. Во многом это связано с тем, что его хозяевами служат не только мидии, но и многие другие моллюски. Его встре-

чаемость у мидий зависит от района, глубины, течений, характера
 грунта,
 а также от
 возраста
 мол-
 люс-
 ков.

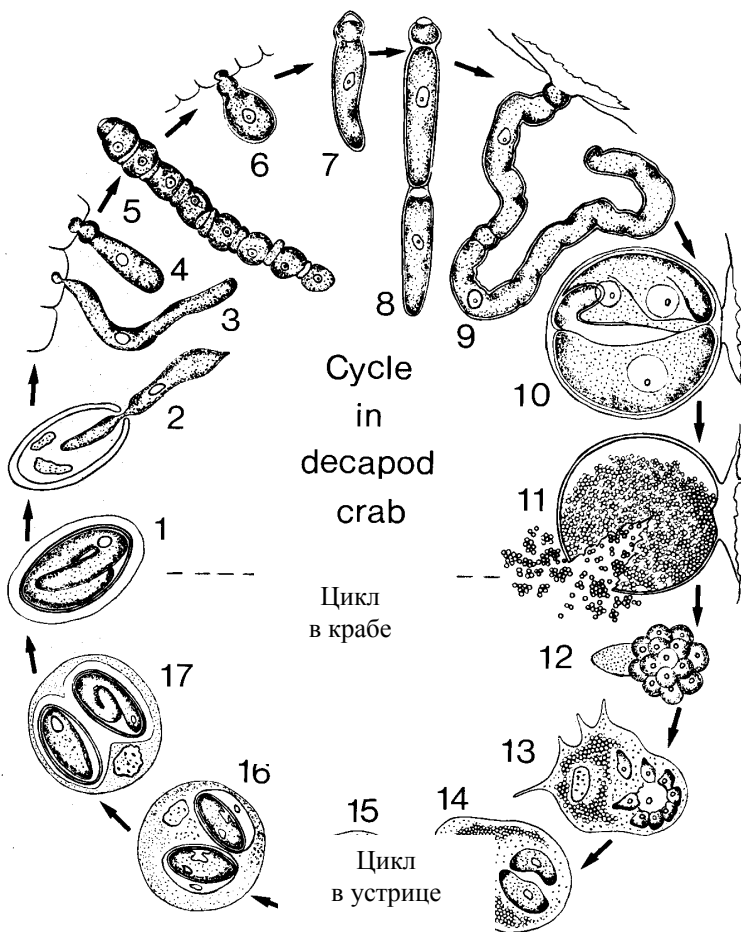


Рис. 7 Жизненный цикл *Nematopsis ostrearum*: 1 – ооциста из устрицы, содержащая спорозоит; 2 – спорозоит, покидающий спору в кишечнике краба; 3 – прикрепление к эпителию кишечника; 4 – развитие в трофозоит; 5 – ассоциация трофозоитов; 6 – временное прикрепление к эпителию кишечника; 7 – развитие в зрелый гамонт; 8 – 9 – зигота; 10 – формирование гаметоцита; 11 – освобождение гимноспор из прорванной гаметоциты; 12 – гимноспора; 13 – захват гимноспору фагоцитом устрицы и разрыв гимноспору; 14 – 16 – рост спорозоида внутри фагоцита; 17 – образование внутри фагоцита покоящейся ооцисты (по: Prytherch, 1940 – из: Lauckner, 1983).

Например, в Чёрном море он обнаружен у 2 – 100 % мидий, а на севере Адриатического моря – в среднем у 7 % (исследования выполнялись в течение 1.5 лет) (Canestri-Trotti et al., 1999). У атлантических берегов Испании паразит не найден вовсе, но здесь обследовались только выращиваемые моллюски (Villalba et al., 1997), которые, как показали наши исследования, обычно слабо заражены этим паразитом.

Особенности распространения *N. legeri* в природе проиллюстрирую на примере черноморских мидий. Летом и осенью 1989 – 1990 гг. этого паразита нашли у мидий природных поселений вдоль крымского побережья от м. Тарханкут до Керчи. Пробы были взяты на глубинах 0.5 – 20 м, размеры раковины исследованных моллюсков колебались от 30 до 105 мм. На западном побережье Крыма мидии естественных поселений, добытые с глубины 0.5 – 5 м, оказались заражены на 30 – 100 %. На Южном берегу Крыма заражённость моллюсков, обитающих на глубинах 0.5 – 4 м, составила 100 %, а на глубине 5 – 8 м – 83 – 87 %. К северо-западу от м. Тарханкут *N. legeri* не обнаружен, тогда как в районе самого мыса он был зарегистрирован у всех обследованных мидий (Белофастова, 1990, 1996, 1997; Гавевская и др., 1990а). Учитывая широкое распространение данного паразита в Средиземном море, его высокую встречаемость у моллюсков в других районах Чёрного моря, можно предположить, что район м. Тарханкут является в этом водоёме северной границей ареала *N. legeri*. Проникновению паразита далее на северо-запад препятствует пониженная солёность этого участка Чёрного моря.

В 1982 – 1990 гг. наши коллеги из Одесского филиала ИнБЮМ обследовали мидий из северо-западной части Чёрного моря, а также из прибрежных вод Крыма и северного Кавказа (м. Большой Утриш) (Ковальчук и др., 1990). Выяснилось, что у мидий, живущих

на скалах, паразит впервые появляется у моллюсков, достигших длины 3 мм, и с возрастом их заражённость растёт: мидии длиной 3 – 40 мм заражены на 60.2 ± 5.1 %, более крупные – на 90.6 ± 3.2 % ($P=0.999$). Как показано выше, аналогичные результаты были получены и в наших исследованиях мидий, обитающих вдоль берегов Крыма.

Любопытный факт: в 1991 г. у берегов Румынии *N. legeri* был отмечен у 10 – 20 % мидий, с интенсивностью инвазии 2 – 3 ооцисты в поле зрения микроскопа ($\times 10$) (Dumitrescu, Zaharia, 1993), а в 1995 г. паразита здесь не обнаружили (Dumitrescu, Telembici, 1996/1997). Причины этого неясны, т.к. авторы не приводят размеров обследованных мидий, глубины мест отбора проб, характера грунта. Известно, что показатели встречаемости грегариин достоверно снижаются по мере увеличения глубины. Так, в июле 1989 г. на глубинах 1, 6 и 12 м заражённость мидий составляла соответственно 98.5 ± 1.1 , 84.2 ± 4.2 и 58.5 ± 5.9 %. Таким же образом изменяется встречаемость грегариин у коллекторных мидий: от 5.08 ± 4.9 % на глубине 8 м до 50 ± 12.5 % в верхней части коллектора. Обследованные в те же годы коллекторные мидии в районе Карадага в целом были заражены на 1 %, в районе Ласпи-Батилимана – на 2 %.

Помимо мидий, *N. legeri* встречается и у других видов моллюсков. В частности в Чёрном море он обнаружен у *Gibbula divaricata*, *Rissoa splendida*, *Modiolus adriaticus*, *Chamelea gallina*, *Politiitapes aurea*, *P. petallina*, *Ostrea edulis* (Белофастова, 1996, 1997). Заражённость некоторых из них достигает 90 – 100 %.

Патология. Нематодозис обычно протекает в хронической форме, без внешних симптомов. Однако при вспышке болезнь переходит в острую форму. Жабры мидий приобретают аномальный вид, становятся белесыми, с отдельными тёмными пятнами, некоторые участки жабр атрофируются. В тяжёлых случаях наблюдается несмыкание створок, паралич мускула-замыкателя. В лакунах и кровеносных сосудах скапливаются ооцисты, здесь образуется очаг воспаления, где скапливаются базофильные амёбоциты. Претерпевая изменения, они образуют десмобластический слой, перерождающийся в соединительную ткань. Сформированные ооцисты по размерам превышают размеры элементов крови мидий. В результате происходит закупорка отдельных кровеносных сосудов, нарушается скорость

кровотока, снижается интенсивность дыхания, затрудняется газообмен между кровью и внешней средой, ткани испытывают недостаточность кровоснабжения. Всё это ведёт к гипоксии, к частичному или полному анаэробному дыханию. Как следствие, происходит нарушение углеводного обмена, истощение запасов гликогена и ослабление общего физиологического состояния мидий. Болезнь носит сезонный характер, проявляясь в основном в осенне-зимний период (Белофастова, 1997; Гаевская и др., 1990а; Найдёнова и др., 1988).

Иногда паразиты могут провоцировать образование жемчужин или известковых вздутий на внутренней поверхности створок мидий, створки приобретают неравномерную толщину.

Для предупреждения развития нематопсозиса у выращиваемых мидий рекомендуется уменьшить в районе хозяйства численность крабов – окончательных хозяев паразита, а также устанавливать коллектора над глубинами на удалении от берега.

Подкласс Coccidiasina Leuckart, 1879

Семейство Cryptosporidiidae Léger, 1911

Род *Cryptosporidium* Tyzzer, 1907

Очень мелкие паразиты, размерами 3 – 5 мкм (диаметр красных кровяных телец человека в 2 раза больше такового ооциста) (рис. 8). Размеры ооцист у криптоспоридий подвержены значительным колебаниям и у многих видов перебиваются.

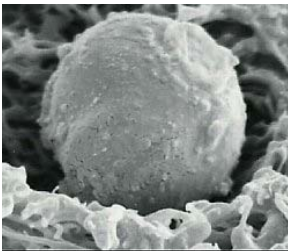


Рис. 8 Ооциста *Cryptosporidium* (из: <http://www.sourcemolecular.com/giardia.htm>)

В составе рода насчитывается более 20 видов, однако систематика этих простейших основана в основном на их встречаемости у хозяев. Вместе с тем, существует мнение, что у членов этого рода отсутствует строгая хозяйинная специфичность, а потому видовой состав и, соответственно, численность рода *Cryptosporidium* продолжают оставаться предметом дискуссии. К тому же, практически не изучены

морфологические характеристики видов *Cryptosporidium*, которые, как показали недавние исследования, могут встречаться у морских хозяев (Gomez-Bautista et al., 2000). Затруднено и определение филогенетического положения рода *Cryptosporidium*. Последние генетические исследования этих простейших позволили их авторам (Zhu et al., 2000) высказать гипотезу о том, что данный род представляет рано отделившуюся ветвь у основания Apicomplexa.

Криптоспоридии живут в эпителиальных клетках, выстилающих тонкий кишечник, и их отмечают у рыб, рептилий, птиц и млекопитающих, а также у человека. Один из них – *Cryptosporidium parvum* Tyzzer, 1912 инфицирует необычайно широкий круг млекопитающих, включая человека; на его долю приходится 50 % всех зарегистрированных случаев заболевания людей криптоспоридиозисом (в англоязычной литературе и возбудитель и вызываемое им заболевание обычно называют «срупто» – крипто). В густонаселённых районах масштабы криптоспоридиозиса иногда приобретают эпидемический характер. Заболевание отмечено на всех шести континентах у людей самого разного возраста.

Недавно этого патогена нашли у морских львов в прибрежных водах северной Калифорнии (Deng et al., 2000).

Помимо *C. parvum*, у людей регистрируют также *C. canis* Fayer et al., 2001; *C. felis* Iseki, 1979; *C. hominis* Morgan-Ryan et al., 2002 (этот вид был обоснован для *C. parvum* Genotype I, или Genotype H из человека); *C. meleagridis* Slavin, 1955; *C. muris* Tyzzer, 1907 (более подробно о них см. на: <http://www.ksu.edu/parasitology/basicbio>). За исключением *C. hominis*, все остальные виды встречаются у людей редко. Симптомы заболевания проявляются через 2 – 10 дней после заражения и варьируют в зависимости от состояния иммунной системы. У людей с ослабленной иммунной системой, беременных женщин и маленьких детей болезнь протекает тяжелее. Обычно выражены диарея, обезвоживание, желудочно-кишечные спазмы, лихорадка, тошнота; в тяжёлых случаях могут наблюдаться изнуряющая диарея (до 20 л в день), отсутствие аппетита и потеря веса. У некоторых людей симптомы заболевания не выражены. У больных СПИДом при криптоспоридиозисе развиваются холероподобные симптомы. Заболевание может

привести к летальному исходу (в мире известны сотни подобных случаев).

Заражение человека происходит через воду, пищу, заражённых животных, в том числе моллюсков, при контакте с инфицированными людьми.

Поскольку у мидий зарегистрирован только *C. parvum*, который, к тому же, является одним из наиболее распространённых у людей и одним из наиболее изученных представителей данного рода³, то ограничусь его описанием.

***Cryptosporidium parvum* Tyzzer, 1912 –**
криптоспоридий малый (рис. 9)

Хозяева: мидии – средиземноморская (в природе и экспериментально), обыкновенная (съедобная).

Локализация: мантийная полость, полость кишечника, смывы с жабр; в гомогенате тканей моллюсков, выделивших ооцисты, те не были обнаружены (Gomez-Bautista et al., 2000).

Район обнаружения: северо-западная Испания, северная и западная Ирландия, Шотландия.

Историческая справка. Впервые *C. parvum* обнаружен у обыкновенной мидии на западе Ирландии в 1997 г. (Chalmers et al., 1997). Уже тогда авторы подчеркивали, что наличие ооцист этого патогена в речной и морской воде, а также в мидиях, употребляемых человеком в пищу, имеет серьёзное значение для его здоровья. Через два года появляется публикация (Tamburrini, Pozio, 1999), авторы которой сообщают о положительных результатах экспериментального заражения средиземноморской мидии ооцистами *C. parvum*. Ещё через год сразу в двух работах (Freire-Santos F. et al., 2000; Gomez-Bautista et al., 2000) приводятся сведения об обнаружении *C. parvum* у мидий естественных поселений у берегов северо-западной Испании, а затем и северной Ирландии, в частности у Белфаста (Lowery et al., 2001). Не стану приводить всю литературу, посвященную находкам *C. parvum* у моллюсков, география которых всё более расширяется, а отмечу только, что с каждым годом вопросу его встречаемо-

³ Достаточно сказать, что на сайтах Интернета размещено более 34 тыс. источников, в которых упоминается этот вид.

сти у моллюсков морских и пресных вод уделяется всё большее внимание.

Описание. Ооцисты очень мелкие (об этом говорит и видовое название паразита: от латинского *parvus* – малый, мелкий), диаметром 3 – 5 мкм, сферические, часто несколько неправильной формы.

Биология. Жизненный цикл *C. parvum* состоит из различных развивающихся стадий и включает половое и бесполое размножение (рис. 9). Его описание можно найти во многих научных и научно-популярных изданиях, а также в Интернете, например, на: www.ksu.edu/parasitology/basicbio.

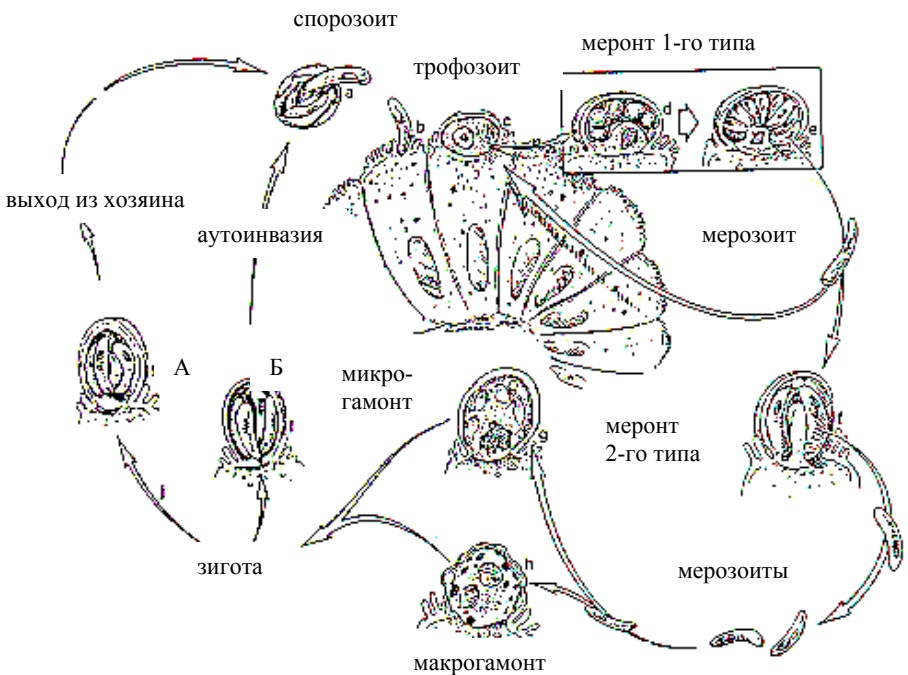


Рис. 9 Общая схема жизненного цикла *Cryptosporidium parvum*: А – толсто-стенная спорულიрующая ооциста; Б – тонкостенная спорულიрующая ооциста (из: <http://biology.kenyon.edu/slonc/bio38/hannahs/crypto.htm>)

Начинается жизненный цикл *C. parvum* с попадания спорулирующей ооцисты (покоящейся стадии, находящейся во внешней среде), содержащей 4 спорозоида, в организм человека (животного). Попав в тонкий кишечник человека, вышедшие из ооцисты спорозоида проникают каждый в отдельную эпителиальную клетку. Здесь спорозоид обволакивается тонким слоем цитоплазмы клетки хозяина. В результате множественного деления (мерогонии) внутри меронта образуется 8 мерозоидов. Эти меронты называются меронтами 1-го типа; они разрываются и освобождают мерозоиды, которые заселяют новые клетки. Этот процесс может повториться множество раз. Иногда меронты 1-го типа формируют меронт 2-го типа, который содержит только 4 мерозоида. Эти мерозоиды образуют макро- и микрогаметы, участвующие в половом процессе. Вокруг образовавшейся зиготы формируется плотная стенка ооцисты и, наконец, в процессе мейозиса формируются 4 спорозоида. Ооцисты попадают во внешнюю среду, где их инвазионность может сохраняться в течение года (Tamburrini, Pozio, 1999).

Несмотря на то, что ооцисты *C. parvum* были обнаружены в мидиях, в тканях этих хозяев их не нашли (Gomez-Bautista et al., 2000), что, по мнению авторов цитируемой работы, свидетельствует об отсутствии эндогенного заражения и развития паразита в беспозвоночных хозяевах. Вместе с тем, имеется и другая информация, согласно которой ооцисты этого паразита были обнаружены в гемолимфе (67 ооцист/мл) и в мягких тканях (129 ооцист/г) дрейссены в реке Святого Лаврентия (Канада) (Graczyk et al., 2001). Независимо от результатов работ процитированных авторов, несомненным остаётся факт: мидия служит резервуарным хозяином *C. parvum* и является потенциальным источником заражения человека очень опасным для него патогеном.

Распространение. Ооцисты *C. parvum* широко распространены в окружающей среде и могут быть обнаружены в озёрах и реках, а также в прибрежной зоне моря в устьях рек. Что касается регистрации *C. parvum* в мидиях, то его нашли у средиземноморской мидии у побережья северо-западной Испании и у съедобной мидии в водах Ирландии и Шотландии (Chalmers et al., 1997; Gomez-Bautista et al., 2000; MacRae et al., 2005; Tamburrini, Pozio, 1999). В последнем из указанных районов им оказалось заражено 12 – 34 % мидий (MacRae

et al., 2005). Следует подчеркнуть, что у берегов Испании ооцисты встречались только в тех мидиях, которые были собраны возле устья рек, т. е. в местах наиболее интенсивного отложения речных выносов. Каждый моллюск, собранный в тех местах, где в них обнаруживались ооцисты, содержал более чем 10^3 ооцист. Большинство ооцист было отмечено в мидиях в течение первых 24 ч после взятия пробы, в последующие 24 ч их количество было небольшим, а спустя 72 ч моллюски оказались свободны от них (Gomez-Bautista et al., 2000). По другим данным, ооцисты обнаруживаются в гемолимфе мидий даже спустя 7 дней после заражения, а в их кишечнике – через 14 дней (Tamburrini, Pozio, 1999). Именно это обстоятельство заставило исследователей обратить внимание на необходимость изучения жизнестойкости ооцист, попавших в мидий, и их способности заражать человека в случае попадания к нему. Выяснилось, что попавшие в моллюсков ооцисты сохраняют свою жизнеспособность в течение длительного периода времени, а положительные результаты опытов по заражению ими новорожденных мышат подтвердили сохранение ими также и инвазионных свойств (Gomez-Bautista et al., 2000; Tamburrini, Pozio, 1999).

Таким образом, следует признать, что свежесобранные мидии, равно как и другие виды промысловых моллюсков, в случае их употребления в пищу в сыром, необработанном виде, могут стать источником заражения людей *S. parvum*.

У мидий в Чёрном море *S. parvum* пока неизвестен. Однако если учесть всеветное распространение этого патогена, регистрируемого, к тому же, и в морских, и в пресных водах, его обнаружение здесь вполне реально.

Патология. Сведения о патогенности *S. parvum* для мидий отсутствуют.

Семейство Eimeriidae Minchin, 1903

Очень многочисленное семейство кокцидий – паразитов позвоночных и беспозвоночных животных. Ооцисты сферические или субсферические, содержат 2 или 4 спорозоита. По состоянию на 2004 г., семейство включало 17 родов и около 1700 видов.

У мидий зарегистрирован род *Pseudoklossia* Léger et Duboscq, 1915. Некоторые авторы (напр., Bower, 2001; Desser et al., 1998) рассматривают этот род в составе семейства Aggregatidae Labbé, 1899.

Род *Pseudoklossia* Léger et Duboscq, 1915

Представители данного рода обладают ооцистами со многими спороцистами, каждая из которых содержит 2 спорозоиота.

Практически все известные виды (10) паразитируют у морских моллюсков, и только *P. microcosmi* (Tuzet et Ormieres, 1960) встречается в асцидиях. У мидий отмечен один вид – *P. semiluna* Desser et al., 1998.

***Pseudoklossia semiluna* Desser, Bower et Hong, 1998** – псевдоклоссия серповидная (рис. 10)

Хозяева: мидии – средиземноморская, обыкновенная (съедобная), тихоокеанская.

Локализация: почки.

Район обнаружения: атлантическое побережье Испании и США, тихоокеанское побережье Канады (воды Британской Колумбии).

Историческая справка. Первая информация об обнаружении у мидий этого паразита относится к концу 80-х годов прошлого столетия, но описывали его тогда только под родовым названием – или как *Pseudoklossia* sp., или же как «похожая на *Pseudoklossia* кокцидия», «*Pseudoklossia*-подобная кокцидия» («*Pseudoklossia*-like coccidian») (см. Villalba et al., 1997). Видовое название ему было дано несколько позже (Desser et al., 1998). Вместе с тем, вполне возможно, что в водах Испании у мидий паразитирует другой вид псевдоклоссий. Судя по описанию найденных в этом районе кокцидий (Villalba et al., 1997), ооцисты у них крупнее, чем у *P. semiluna* (27 мкм против 24 мкм), а спороцисты мельче (3.5 мкм, в сравнении с 6 мкм). Иными словами, соотношение размеров ооцист и спороцист у сравниваемых видов выглядит следующим образом: у «испанской» формы – 7.7 : 1, у *P. semiluna* – 4 : 1.

Описание. Зрелые ооцисты сферической формы, 22 – 25 (23.9) x 1.5 мкм в диаметре, примерно с 24 эллипсоидальными спороцистами (около 6 x 3 мкм), в каждой по 2 спорозоиота.

Биология. Развитие прямое, без промежуточного хозяина. Процесс полового размножения идёт в цитоплазме эпителиальных клеток почечных канальцев моллюсков; здесь можно встретить все стадии развития паразита. Зрелые макрогаметоциты имеют серповидную форму или форму полумесяца (отсюда видовое название паразита). К концу процесса спорогонии в каждой из многочисленных спороцист, которые содержатся в ооцистах, развиваются 2 спорозои-та.

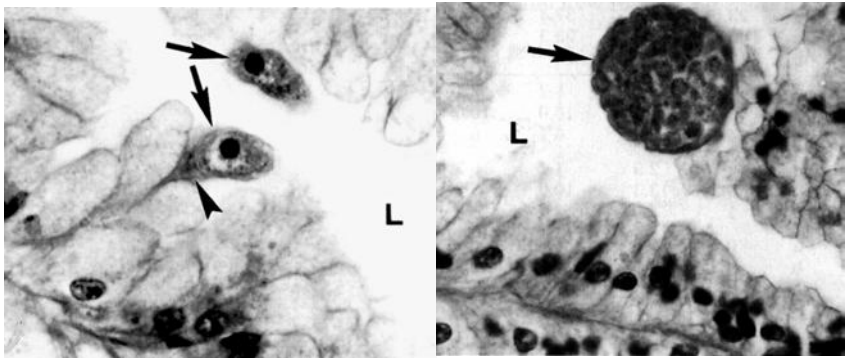


Рис. 10 *Pseudoclossia*-подобная кокцидия: слева – гамонты (указаны стрелкой) в гипертрофированных клетках почек мидии; справа – зрелая ооциста (отмечена стрелкой), включающая многочисленные спорозисты, в почке (L – просвет нефридиев) (из: Villalba et al., 1997)

Распространение. *P. semiluna*, как уже отмечено выше, зарегистрирована у мидий вдоль атлантических берегов Испании и США, а также в тихоокеанских водах Канады (Bower, 1992; Bower, Figueras, 1989; Bower et al., 1994; Dessler et al., 1998; Farley, 1988; Robledo et al., 1994b; Villalba et al., 1997). В Чёрном море пока не найдена. Однако, учитывая столь обширный ареал, каковым обладают как паразит, так и его хозяева, несомненно, что *P. semiluna* может быть обнаружена и в других регионах Мирового океана, в том числе и в Чёрном море.

В водах Британской Колумбии заражённость мидий *P. semiluna* невысока. И хотя паразита нашли во всех пяти исследован-

ных популяциях мидий, заражённость обычно была менее 16 %, а количество ооцист на гистологическом срезе почечной ткани менее 50 экз. В водах Испании встречаемость паразита в целом ещё ниже – от 0 до 0,2 %, а наивысший показатель в месячной пробе не превышал 3,3 %.

Патология. Эпителиальные клетки почек мидий, заражённых *P. semiluna*, гипертрофированы, поскольку пространство клетки, обычно занятое цитоплазмой, полностью заполнено паразитом. Однако воспалительной реакции у моллюсков не наблюдается. Вместе с тем, существует мнение, что сильное заражение вызывает повреждение почек, что может привести к гибели моллюсков в условиях их искусственного выращивания (см. Villalba et al., 1997).

ТИП NAPLOSPORIDIA CAULLERY ET MESNIL, 1899

Данный тип объединяет группу паразитических простейших, одноядерные споры которых лишены полярных капсул и полярных филантоментов, внутри споры заключён спороплазм, а на одном из полюсов в стенке споры имеется отверстие.

Открытые в конце 19-го столетия, гаплоспоридии, по мнению многих исследователей, стали трудной группой для таксономистов и филогенетиков. Этим паразитам попеременно придавали ранг типа *Naplosporidia* Caullery et Mesnil, 1899, затем класса *Naplosporea* Chatton, 1911 в типе Protozoa, вновь типа *Naplosporidia*, а в 2002 г. их оставили в классе *Ascetosporea* типа *Cercozoa* в ранге отряда *Naplosporida* Caullery et Mesnil, 1899 (Cavalier-Smith, 2002). Дебаты относительно таксономического статуса этой своеобразной группы простейших продолжаются до настоящего времени. Единой точки зрения по поводу положения этих простейших в таксономической иерархии, равно как и по составу самих гаплоспоридий, по-прежнему нет. Например, к типу гаплоспоридий недавно отнесли не образующий спор род *Bonamia* Pichot et al., 1980. Основанием для подобного решения послужил молекулярно-филогенетический анализ. Поскольку одной из специфических особенностей представителей типа гаплоспоридий является наличие спор, то в результате включения в него рода *Bonamia* характеристика типа становится расплывчатой.

Не вдаваясь в детали этих таксономических перестроек⁴, поскольку это не входит в задачу данного обзора, отмечу только, что в подавляющем большинстве проанализированных работ, в которых упоминается эта группа простейших, и даже тех, что опубликованы в последние годы, гаплоспоридии всё же выделены в самостоятельный тип. Оставим их в этом ранге.

КЛАСС HAPLOSPOREA CHATTON, 1911

Состав класса до сих пор точно не определён. Достоверно установлено только, что к нему относятся два семейства (Haplosporidiidae и Urosporidiidae) и три рода [*Haplosporidium* (Caullery et Mesnil, 1899), *Minchinia* (Lankester, 1895), *Urosporidium* Caullery et Mesnil, 1905]. У мидий зарегистрированы представители *Haplosporidium* и *Minchinia*. Следует заметить, что в последние годы широкое распространение в изучении этих паразитов, внешне чрезвычайно похожих, получили методы электронной микроскопии. Именно благодаря этому удалось изучить внешнее строение спор гаплоспоридий и выявить наиболее характерные особенности, позволяющие чётко дифференцировать указанные роды.

Что касается возможности паразитирования у мидий представителей рода *Bonamia*, то она, скорее всего, проблематична. В настоящее время этот род представлен единственным видом – *B. ostreae* (Pichot et al., 1980). Экспериментальные исследования возможности заражения им мидий показали, что ни средиземноморская, ни съедобная мидии, равно как и два других исследованных вида двустворок (*Ruditapes decussatus* и *R. philippinarum*), не могут служить переносчиками или промежуточными хозяевами этого паразита (Culloty et al., 1999). Вместе с тем, вряд ли кто возьмёт на себя смелость утверждать, что *Bonamia* является монотипичным родом и, к тому же, достаточно полно изученным. Иными словами, в природе может существовать несколько видов *Bonamia*...

Отряд Haplosporida Caullery et Mesnil, 1899

⁴ Достаточно сказать, что тот же автор (Cavalier-Smith) десятью годами раньше, в 1993 г., признавал за гаплоспоридиями статус типа – Haplosporidia Caullery et Mesnil, 1899 stat. nov. Corliss, 1984.

Семейство *Haplosporidiidae* Caullery et Mesnil, 1899

Род *Haplosporidium* (Caullery et Mesnil, 1899) Lühe, 1900 (рис. 11)

Представители рода характеризуются овальными спорами с крышечкой, закрывающей отверстие; по этой причине при взгляде на спору в световом микроскопе на одном конце она имеет слегка уплощенный вид. Спора окружена параллельными полосами, образованными филаментами, формирующимися в цитоплазме эписпоры.

Паразиты морских моллюсков, прежде всего, устриц, а также морских ракообразных, иглокожих, оболочников, полихет, пресноводных моллюсков и олигохет. В составе рода около 15 видов.

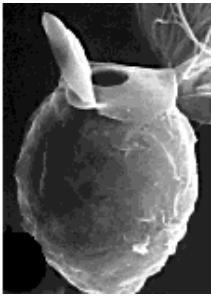


Рис. 11 Спора *Haplosporidium* sp. с открытой крышечкой (из: <http://research.amnh.org/~siddall/haplosporidia/morph/html>)

В доступной нам литературе мы нашли информацию о паразитировании у мидий нескольких видов гаглоспоридий, из которых только у одного установлено точное систематическое положение.

Haplosporidium tumefaciens Taylor, 1966 – гаглоспоридий опухолообразующий

Хозяева: мидия калифорнийская.

Локализация: пищеварительная железа, почки.

Район обнаружения: побережье Калифорнии.

Историческая справка. *H. tumefaciens* был описан от мидий в 1966 г. (Taylor, 1966), и более его никто не встречал. Паразит, видимо, обладает узкой специфичностью, т.к. обследованные в этом же районе одновременно с калифорнийской мидией 1000 экз. обыкновенной мидии оказались свободны от него.

Описание. Плазмодии многоядерные, мелкие, 6 – 9 мкм. Сразу после деления ядер плазмодий расширяется и вытесняет эпителиальные клетки до тех пор, пока спороциста, которая к тому времени достигает 80 мкм в диаметре и содержит свыше 100 развивающихся спор, выпячивается в просвет канальцев пищеварительной железы.

Споры 8 – 11 мкм в длину и 5 – 8 мкм в ширину, снабжены крышечкой и плотно обёрнуты одним или двумя филаментами в параллельных полосах.

Биология. Жизненный цикл паразита не известен. Попытки заразить оба указанных выше вида мидий – и калифорнийскую, и обыкновенную – гомогенатом, полученным из опухолей заражённого моллюска, потерпели неудачу.

Распространение. Как отмечено выше, данный вид гаплоспоридий зарегистрирован только у калифорнийской мидии в водах Калифорнии (Taylor, 1966). Из 1114 обследованных моллюсков заражено было 23 (2 %).

Патология. Паразит вызывает образование опухолей (отсюда его видовое название) от мелких отдельных узелков до соприкасающихся вздутый, захватывающих весь орган моллюска. Пищеварительная железа заражённых мидий приобретает цвет от светлорычневый до жёлто-рычневый, тогда как у здоровых моллюсков она тёмная, зеленовато-рычневая.

***Haplosporidium* spp.** – гаплоспоридии

Неопределённые до вида гаплоспоридии обнаружены в мидиях атлантического побережья США, в водах Британской Колумбии (Канада), в Чёрном и Белом морях.

В первом случае речь идёт об обыкновенной (съедобной) мидии залива Мэн. Многоядерные (от 5 до 60 ядер) плазмодии, средний диаметр которых достигал 18 ± 1 мкм, располагались в соединительной ткани между канальцами пищеварительной железы, у верхушки жабр и в наружном эпителии мантии (Figueras et al., 1991; Sherburne, Bean, 1986 – цит. по: Bower, 2001). Другими сведениями по данной находке мы не располагаем.

Что касается второго случая, то в одной из публикаций (Comps, Tigé, 1997), авторы которой описывали найденный у мидий вид *Minchinia*, содержалась информация о регистрации *Haplosporidium* у обыкновенной мидии в водах Британской Колумбии (Quayle, 1978). К сожалению, попытки найти работу этого автора не увенчались успехом.

Третий случай относится к средиземноморской мидии из вод Румынии. Здесь в 1991 и 1995 гг. в жабрах и гепатопанкреасе моллю-

сков были обнаружены гаплоспоридии, названные в статье *Haplosporidium* spp.⁵ (Dumitrescu, Telembici, 1996/1997; Dumitrescu, Zaharia, 1993). Описание паразита в статьях отсутствует, а указана только частота встречаемости – у 0 – 100 % обследованных мидий, по 3 – 15 ооцист в поле зрения микроскопа (x10). Замечу, что в отечественных работах отсутствует информация о встречаемости этих паразитов у мидий крымских и кавказских вод.

И, наконец, в Белом море у культивируемой здесь обыкновенной мидии однажды были обнаружены гаплоспоридии – *Haplosporidia*, описания которых автор не приводит (Кулачкова, 1986).

Род *Minchinia* (Lankester, 1895) Labbé, 1896

Внешне споры у представителей этого рода напоминают таковые *Haplosporidium*, но отличаются ornamentацией, образованной заметными расширениями цитоплазмы эписпоры (рис. 12). Паразиты морских моллюсков и полихет. В составе рода 9 видов. У мидий известен один вид, не определённый до вида.



Рис. 12 Спора *Minchinia tapetis* (из:

<http://research.amnh.org/~siddall/haplosporidia/morph/html>)

***Minchinia* sp.**

Хозяева: мидия средиземноморская – в хозяйствах.

Локализация: соединительная ткань, окружающая пищеварительные каналы.

Район обнаружения: лагуны южной Франции.

Историческая справка. Единственный случай обнаружения у мидий *Minchinia* – по мнению исследователей, представителей нового вида – относится к моллюскам, выращиваемым на юге Франции (Comps, Tigé, 1997).

⁵ Судя по множественному числу – spp., авторы нашли, по меньшей мере, два вида гаплоспоридий.

Описание. Плазмодии не описаны. Спороцисты, содержащие зрелые споры, часто обнаруживались вместе с остатками клеток в соединительной ткани, окружающей пищеварительные каналы. Зрелые споры овальной формы, 8 – 10 x 4 – 5 мкм (в среднем 9.3 x 4.3), с крышечкой. Цитоплазма эписпоры вытянута в два длинных биполярных «хвоста» длиной 80 – 100 мкм. Выступы поддерживаются пучками структур, подобных микротрубочкам, не связанных со стенкой споры.

Распространение. Паразиты встретились у 2 % обследованных мидий.

Патология. Заражённые моллюски внешне выглядели тонкими и приобрели ненормальный беловатый цвет.

ТИП PERKINSOZOA

NORÉN, MOESTRUP ET REHNSTAM-HOLM, 1999

Создание типа связано с открытием у динофлагелляты *Protoperidinium* нового для науки вида протист – *Parviculifera infectans* Norén et Moestrup, 1999, генетико-филогенетический анализ которого показал его близость к родам *Perkinsus* и *Colpodella*. При последующем молекулярном и ультраструктурном изучении этих форм было установлено, что *Parviculifera* и *Perkinsus* связаны как с динофлагеллятами, так и с апикомплексами (Norén et al., 1999), являясь своеобразным «мостом» между этими двумя группами. Результатом этих исследований явилось создание нового типа Perkinsozoa, название которому было дано по первому и наиболее хорошо изученному роду этой группы – *Perkinsus*.

КЛАСС PERKINSEA LEVINE, 1978

Отряд Perkinsorida Levine, 1978

Семейство Perkinsidae Levine, 1978

Род *Perkinsus* Levine, 1978

Очень мелкие одноклеточные организмы. Самой заметной чертой всех *Perkinsus* является строение зооспоры. Подвижные зооспоры, продуцируемые зооспорангием, имеют два жгутика. Передний жгутик орнаментирован волосовидными, похожими на шпоры образова-

ниями, задний – гладкий. Зооспора содержит апикальный комплекс, состоящий из конуса, субпелликулярных трубочек, роптрий, прямолинейных микронем и связанных с конусом микронем. На переднем конце зооспоры встречаются крупные вакуоли. Жизненный цикл представлен вегетативным размножением, в процессе которого одноядерные апланоспоры увеличиваются в размерах и проходят следующее разделение надвое (альтернатива кариокинезу и цитокенезу). В результате образуются насчитывающие 4 – 64 клетки зооспорангии, из которых освобождаются одноядерные, шаровидные или клинообразные, очень мелкие (2 – 6 мкм по продольной оси) апланоспоры (незрелые трофозоиты). По мере увеличения и созревания трофозоида в нём развивается необычная крупная вакуоль, которая может занимать более 50 % общего объёма клетки и смещает ядро к её периферии. На этой стадии клетка имеет около 5 – 10 мкм в диаметре. Чередующиеся ядерное и цитоплазматическое деления приводят к формированию апланоспор, которые через разрыв стенки материнской клетки выходят наружу и возобновляют жизненный цикл паразита. Паразиты моллюсков.

Типовой

вид рода – *Perkinsus marinus* (Mackin, Owen et Collier, 1950) Levine, 1978

[синонимы:

Dermocystidium marinum Mackin et al., 1950;

Labyrinthomyxa marina (Mackin et al., 1950)] (рис. 13).

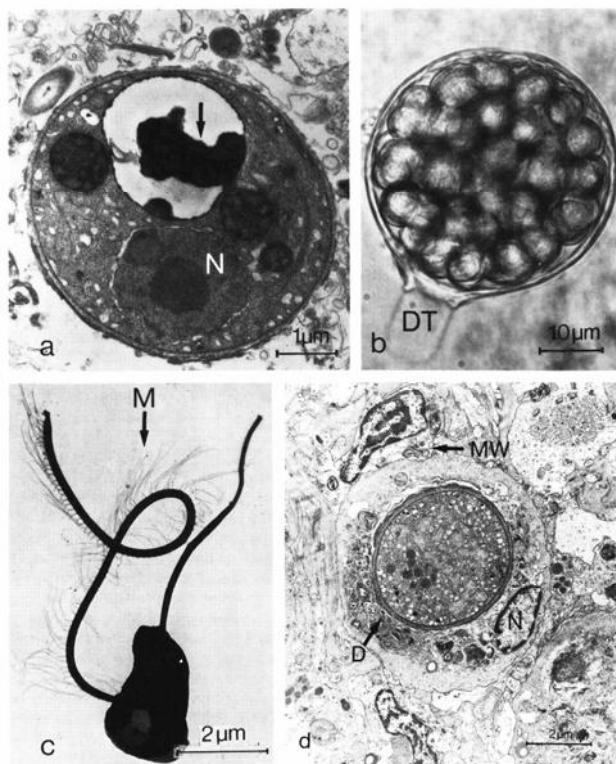


Рис. 13 *Perkinsus marinus*: а – развивающаяся апланоспора с вакуо-

лю, вакуолепластом (показан стрелкой) и ядром (N); b – зооспорангий в процессе образования зооспор и с трубкой (DT); c – зооспора с мастигонемами (M) вдоль переднего жгутика; d – апланоспора, захваченная гемоцитом устрицы в соединительной ткани мантии (по: Perkins, Menzel, 1966 – из: Lauckner, 1983)

Мнения исследователей относительно таксономического статуса данного рода очень противоречивы. Достаточно сказать, что первоначально эти простейшие, впервые обнаруженные у устриц, были отнесены к грибам рода *Dermocystidium*, затем переведены в род *Labyrinthomyxa*. Ливайн (Levine, 1978), обосновавший для них новый род *Perkinsus* с соответствующими семейством, отрядом и классом, поместил их в тип Apicomplexa. Последующие исследования показали, что *Perkinsus* не может принадлежать к этому типу, а ближе всего стоит к динофлагеллятам Dinoflagellida (Siddall et al., 1997). Однако даже спустя несколько лет после появления в печати цитируемой работы, отдельные исследователи продолжали рассматривать *Perkinsus* в Apicomplexa (напр., Nesto et al., 1999; Canestri-Trotti et al., 1999). В настоящее время одни авторы (Norén et al., 1999) помещают *Perkinsus* в тип Perkinsozoa, другие – в тип Dinozoa (цит. по: Manual of Diagnostic Tests..., 2003). В «Systema Naturae 2000» (Brands, 1989 – 2005) *Perkinsus* включён в подтип Dinozoa типа Myzozoa, в составе которого, согласно этой системе, выделяется второй подтип – Apicomplexa.

Род включает 5 – 6 видов, в числе хозяев которых более 60 видов моллюсков из умеренно-тёплых и тропических районов Атлантического и Тихого океанов, Большого Барьерного рифа, Торресова пролива и Средиземного моря. В последние годы наблюдается экспансия этого рода во многие районы, где его раньше не отмечали.

Исторически сложилось так, что определение видов *Perkinsus* базировалось в основном на хозяине и географии района обнаружения. Внешне все виды *Perkinsus* похожи, а потому одни только морфологические признаки не могут быть использованы для их диагностики. В последние годы для идентификации видов данного рода

используются молекулярно-генетические методы (Murrell et al., 2002; Reece et al., 2001 и др.).

Известно, что *P. marinus* вызывает у устриц заболевание, характеризующееся протеолитической деградацией тканей и сопровождающееся массовой смертностью моллюсков, что приводит к серьёзным коммерческим потерям. Заболевание называют перкинсозисом (perkinsosis), а также «профилеративной болезнью» (Proliferative disease), болезнью «Дермо» (Dermo disease).

В составе рода 4 вида. У мидий зарегистрирован один представитель данного рода, не определённый до вида.

***Perkinsus* sp.** – перкинсус

Хозяин: средиземноморская мидия.

Локализация: пищеварительная железа – соединительная ткань, эпителиальные клетки.

Район обнаружения: воды Италии (Венецианский залив, северная часть Адриатического моря).

Историческая справка. В 1999 г. появились сразу 2 публикации, авторы которых сообщили об обнаружении *Perkinsus* sp. у средиземноморской мидии в водах Италии: в Венецианском заливе (Nesto et al., 1999) и в северной части Адриатического моря (Canestri-Trotti et al., 1999).

Описание. См. выше общую характеристику рода.

Биология. Перкинсусы – тепловодные паразиты, что, кстати, обуславливает особенности их географического распространения. Особенно интенсивно они развиваются летом, когда вода прогревается выше 20°C. К тому же, они достаточно требовательны к солёности воды и не встречаются при солёности ниже 9 ‰.

Распространение. Как отмечено выше, *Perkinsus* sp. зарегистрирован у мидий в Адриатическом море только у берегов Италии, в частности в Венецианском заливе (Nesto et al., 1999). В водах Феррара (северо-восточное побережье Италии), например, им было заражено 20.5 % мидий – обследование моллюсков выполнялось с мая 1997 по октябрь 1998 гг. (Canestri-Trotti et al., 1999). Что касается собственно рода *Perkinsus*, то его можно охарактеризовать как всесветно распространённый (см. выше). В Чёрном море пока не известен.

Патология. Столь негативного влияния *Perkinsus* на мидий, как это имеет место в случае паразитирования этих простейших у устриц, не отмечено. Возможно, что причина этого кроется в высокой анти-*Perkinsus* активности гемолимфы мидий (Anderson, Beaven, 2001).

ТИП PARAMUXEA (DESPORTES ET PERKINS, 1990)

Очень мелкие паразитические простейшие, уникальной особенностью которых, позволяющей отличить их от всех других простейших, является внутреннее деление клетки, приводящее к образованию в процессе споруляции клеток внутри клеток. По этой причине, будучи функционально одноклеточными, парамиксеи имеют многоклеточную спору («клетка внутри клетки» – «Cell within a cell»), состоящую каждая из париетальной (пристеночной) клетки и одного спороплазма. Стенка споры цельная, спороплазм покидает капсулу через поры после разрыва оболочки. Полярная капсула или полярные филаменты отсутствуют, имеются центральные тельца. Обладают сложными, плохо изученными жизненными циклами. Паразиты моллюсков, один вид известен у амфипод.

Таксономический статус простейших, относимых к этой группе, уже многие годы вызывает оживлённые дискуссии: какое-то время их рассматривали даже в составе миксоспоридий (*Muxosporidia*). В настоящее время одни из авторов придают им ранг самостоятельного типа, другие – класса *Paramuxea* в типе *Ascetospora*, а третьи вообще сомневаются в возможности определения их таксономического статуса. Выполненные недавно филогенетические исследования парамиксей в сравнении с таковыми других эукариот показали правомочность присвоения этим простейшим ранга типа (Berthe et al., 2000).

В состав типа *Paramuxea* включают два класса – *Marteiliidea* и *Paramuxidea*. У мидий зарегистрированы представители первого из них.

КЛАСС MARTEILIIDEA DESPORTES ET GINSBURGER-VOGEL, 1977

В этом классе известно одно семейство – *Marteiliidae* Grizel et al., 1974.

Семейство *Marteiliidae* Grizel, Comps, Bonami, Cousserans, Duthoit et Le Pennec, 1974

В составе семейства три рода – *Marteilia* Grizel et al., 1974, *Marteilioides* (Comps et al., 1960) и *Paramarteilia* Ginsburger-Vogel et Desportes, 1979. Эти простейшие, особенно относящиеся к первым двум родам, в последние годы усиленно изучаются во всём мире. Причиной тому стало их губительное воздействие на коммерчески эксплуатируемых двустворчатых моллюсков, прежде всего, на устриц и мидий. У мидий отмечены представители рода *Marteilia* Grizel et al., 1974.

Род *Marteilia* Grizel, Comps, Bonami, Cousserans, Duthoit et Le Pennec, 1974

Род был обоснован в 1974 г. для паразитических простейших, обнаруженных у обыкновенной устрицы (*Ostrea edulis*), у которой они вызывали «болезнь пищеварительной железы» («digestive gland disease»). Это – очень мелкие простейшие; на ранних стадиях развития их размеры не превышают 5 – 8 мкм, но во время споруляции могут достигать 40 мкм. Споры сферические, с микрорельефом на оболочке, преломляющие свет гранулы гантелеподобной формы. Цитоплазма клеток окрашивается базофильно, ядра – эозинофильно. Вторичные клетки, или споробласты, окружены ярким свечением. Паразиты моллюсков. Типовой вид – *Marteilia refringens* Grizel et al., 1974.

В составе рода 5 видов. Их отмечают у разных видов двустворок в водах Австралии и Европы, у побережья Марокко, в Персидском заливе и у берегов Флориды (США). У мидий зарегистрированы два вида – *M. maurini* Comps et al., 1982 и *M. refringens*. Морфологические особенности, которые позволили бы дифференцировать эти два вида, практически отсутствуют, однако на генетическом уровне эти виды различаются (см. ниже). Некоторые исследователи предлагают использовать для дифференциации видов *Marteilia* иммунологические (Pernas et al., 2000) и молекулярные методы (Pernas et al., 2001).

Marteilia refringens Grizel, Comps, Bonami, Cousserans, Duthoit et Pennec, 1974 –

мартейлия светопреломляющая (рис. 14)

Хозяева: мидии – обыкновенная, средиземноморская, гибрид мидии обыкновенной (голубой, съедобной) и средиземноморской.

Локализация: Молодые стадии встречаются в эпителии протоков пищеварительной железы, желудка и кишечника и, возможно, жабр. Здесь отмечают базофильные стадии, главным образом плазмодии. Споруляция паразита происходит в эпителиальных клетках пищеварительных канальцев моллюска. Здесь отмечают ацидофильные стадии, плазмодии и спорангии. Подсчитано, что в одной пищеварительной железе мидии средней массой 0.216 г насчитывается 13 млн. спорангиев (Robledo et al., 1994a). Свободные спорангии могут быть обнаружены в просвете кишечника.

Район обнаружения: воды Португалии, атлантическое побережье Франции, атлантическое и средиземноморское побережье Испании, южная Италия, северная часть Адриатического моря.

Историческая справка. В 1968 г. на атлантическом побережье Франции впервые наблюдали гибель обыкновенной устрицы в результате поражения неизвестным заболеванием. Возбудителя этой болезни выявил и в общих чертах описал в 1970 г. Компс (Comps, 1970 – цит. по Lauckner, 1983), а через несколько лет паразит был детально изучен и назван *Marteilia refringens*. У мидий его впервые обнаружили в 1975 г. и также в водах Франции (Comps et al, 1975).

Описание. Самые ранние вегетативные стадии, локализующиеся в апикальном крае желудочного эпителия моллюсков, представляют собой сферические или удлинённые, многоядерные клетки и достигают в длину 12 мкм. Эти плазмодии содержат внутренние первичные клетки, длина которых по продольной оси составляет в среднем 4.1 мкм. Заражение распространяется сквозь эпителий пищеварительных дивертикул.

В процессе споруляции, которая встречается на протяжении всего года (Villalba et al., 1993a), образуются «псевдоплазмодии» (первичные клетки), до 25 мкм длиной, содержащие 8 споронтов (вторичные клетки). Каждый споронт достигает 12 мкм в диаметре и содержит 4 споры (третичные клетки). Споры сфероидальной фор-

мы, наибольший диаметр достигает 3.5 – 5.0 мкм. Протоплазма каждой споры состоит из 3 одноядерных спороплазмов, один внутри другого; самый наружный из них содержит сферические или сплюснутые гаплоспоровозомы размером 130 – 400 x 130 – 200 наномикрон. В процессе развития споры внутри споронта становятся заметными от 3 до 7 светопреломляющих гранул (отсюда видовое название паразита: от латинского *refringo* – преломлять).

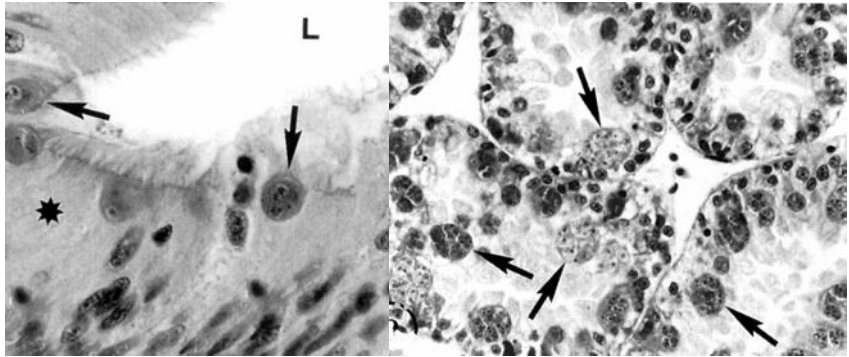


Рис. 146 *Marteilia refringens*: слева – ранние стадии (указаны стрелкой) в апикальном крае желудочного эпителия мидии (L – просвет желудка); справа – различные стадии (указаны стрелкой) споруляционного процесса в эпителии пищеварительных канальцев (из: Villalba et al., 1997)

Биология. Многие исследователи полагали, что *M. refringens* имеет сложный жизненный цикл (рис. 15). Однако способ заражения моллюсков и жизненный цикл мартейлий вне организма хозяина долгое время оставались неизвестными из-за трудностей, возникающих при проведении экспериментальных работ в лабораторных условиях; к тому же, все попытки заражения устриц этим паразитом были безуспешными.

Относительно недавно было предложено использовать для изучения жизненного цикла *M. refringens* молекулярно-биологические методы в полузакрытых устричных прудах, где количество видов гидробионтов, которые могут быть вовлечены в жизненный цикл паразита, весьма ограничено (Audemard et al., 1999, 2001). И вскоре появилась публикация (Audemard et al., 2002), свидетельствующая об успешном результате использования подобного подхода. В частности было установлено, что в жизненный цикл *M. refringens* вовлечена *Paracartia (Acartia) grani*, являющаяся доминирующей планктонной копеподой в этой замкнутой экосистеме. В рачке постоянно встречалась не только ДНК паразита, но и сам паразит присутствовал в ткани яичника. И, наконец, успешные экспериментальные трансмиссии добавили доказательств в пользу того, что

P. grani может заражаться от инвазированных устриц. Таким образом, вопросительный знак на рис. 15 фактически может быть снят.

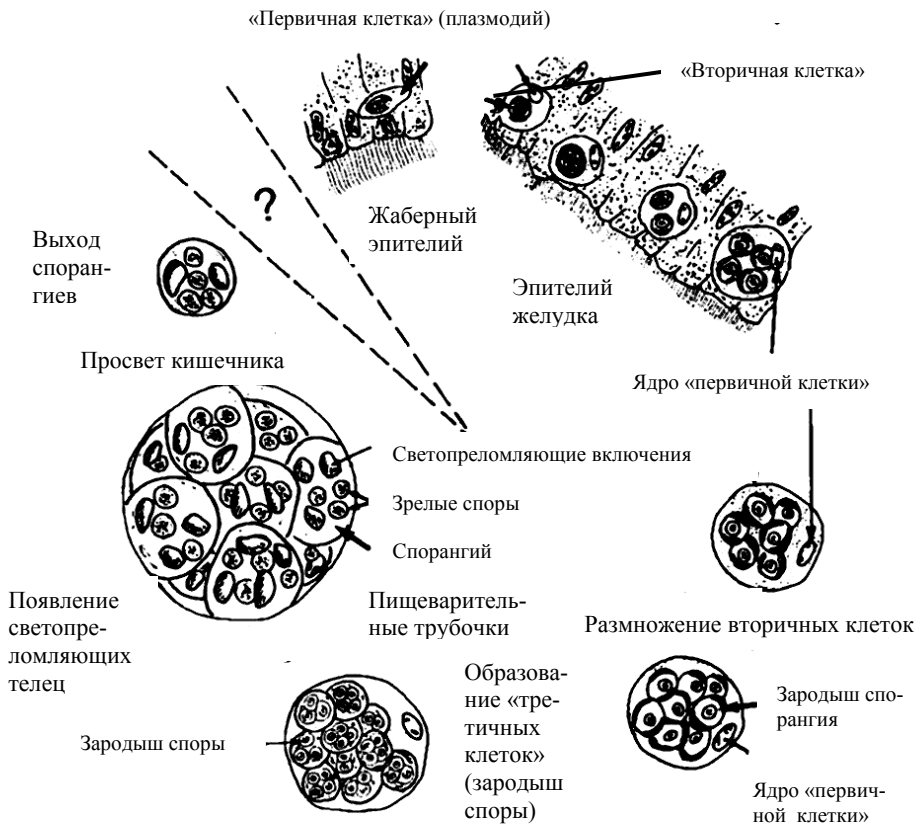


Рис. 15 Стадии жизненного цикла *Marteilia refringens*, наблюдаемые в устрице; предполагаемый жизненный цикл (из: Lauckner, 1983)

Более того, было установлено, что жизненный цикл *M. refringens* удивительно синхронизирован с таковым копеподы (Audemard et al., 2004). Зимой, когда паразит перезимовывает в устрице, рачки существуют только в виде покоящихся яиц в грунте. С весенним повышением температуры воды начинается выход спорангиев во внешнюю среду вместе с фекалиями устриц; одновременно

из покоящихся яиц вылупляются копеподы. Заражение устриц ограничено июнем – августом; в это время в пруду наблюдаются самая высокая температура воды и наибольшая численность копепод.

Распространение. Мы уже отметили, что *M. refringens* впервые была обнаружена в Нормандии (Франция) у устриц. Её распространение по странам Европы было связано с перевозками этих моллюсков. Освоение данным видом нового хозяина – мидий привело к расширению границ его ареала. В настоящее время паразит зарегистрирован у мидий в северной части Адриатического моря (воды Хорватии), у атлантических и средиземноморских берегов Испании, в водах Португалии (Berthe et al., 2000; Bigas et al., 2000; Fuentes et al., 1995, 2002; Gutiérrez, 1977; Pérez et al., 1997; Pernas et al., 2001; Robledo et al., 1994a; Robledo, Figueras, 1995; Villalba et al., 1993a, 1997 и др.). Паразит поражает моллюсков как в естественных поселениях, так и культивируемых в хозяйствах. Так, в 1988 – 1989 гг. в водах северо-западной Испании этот паразит был обнаружен у культивируемых мидий на 4 из 5 станций, на которых проводили исследования (Villalba et al., 1997). Средняя заражённость мидий за весь период исследований колебалась от 2.6 до 30 %, а наивысший среднемесячный показатель встречаемости паразита по отдельным районам – от 20.0 до 63.3 %. *M. refringens* отмечали у мидий после 4 месяцев культивирования, при этом во второй год заражённость была несколько выше, чем в первый. На коллекторах, расположенных во внутренней части заливов, мидии были заражены сильнее, чем моллюски с коллекторов, выставленных ближе к открытой части моря (Villalba et al., 1993a). Мидии естественных поселений (средняя длина раковины составляла 4.75 ± 0.3 см), собранные с июня по ноябрь 1992 г. у побережья Каталонии (Испания), оказались заражены мартейлией на 2 – 10 % (Bigas et al., 2000).

Говоря о показателях заражённости мидий, хотелось бы отметить следующее обстоятельство. Относительно недавно было показано, что традиционные методы обнаружения мартейлий – мазки и гистология – улавливают только третью часть от общего количества заражённых моллюсков, в сравнении с возможностями молекулярно-генетических методов (Le Roux et al., 1999; Pernas et al., 2001).

Помимо мидий, *M. refringens* зарегистрирована у устриц (основной хозяин), сердцевидок и гребешков. Столь широкий круг хо-

зьев обуславливает и широкое географическое распространение паразита – Адриатическое, Средиземное и Северное моря, атлантическое побережье Европы и США. В Чёрном море вид пока не известен.

Патология. Отрицательное влияние *M. refringens* на организм моллюсков несомненно, недаром её относят к летальным паразитам устриц. Что касается мидий, то у заражённых мартейлией особой отмечено существенное увеличение гемоцитов в гемолимфе, что свидетельствовало о наличии воспалительной реакции (Carballal et al., 1998). При сильном заражении может наблюдаться разрушение пищеварительной железы (Villalba et al., 1997), поскольку эпителий пищеварительных канальцев подвергается различной степени лизису (Bigas et al., 2000). К тому же, инвазия *M. refringens* влияет на репродуктивные способности моллюсков, т. к. подавляет развитие адипогранулярных клеток: чем сильнее заражение, тем ниже численность этих клеток (Villalba et al., 1993b). Это ингибирующее действие паразита варьирует в зависимости от сезона. В период активного гаметогенеза, предшествующего весеннему нересту, заражение слабо сказывается на развитии гонад; возможно, по причине того, что моллюски имели возможность запастись необходимой для гаметогенеза энергией до того, как стали сильно заражёнными. Однако после нереста, когда восстановление гонад зависит от энергии, поступающей с пищей, подавление их развития становится очевидным. Сильно заражённые мидии не восстанавливают своих гонад после нереста. Разницы в устойчивости мидий разных полов к заражению не выявлено. Более того, у моллюсков обоих полов отмечен сходный характер смертности.

Гибриды средиземноморской и съедобной мидии оказались менее устойчивы к заражению и были более сильно заражены мартейлией (Fuentes et al., 2002).

Заболевание, вызываемое мартейлиями у мидий, получило название мартейлиозиса (marteiliosis).⁶

Существуют реальные опасения, что мартейлиозис может представлять угрозу мидийным хозяйствам, в частности у побережья Галиции (Испания) (Villalba et al., 1993a). Авторы цитируемой рабо-

⁶ Некоторые авторы пишут – *marteiliasis*.

ты подсчитали, что общая смертность мидий, вызванная этим паразитом, за 18 месяцев культивирования (от яйца до достижения моллюсками товарного размера) в зависимости от района размещения хозяйства может колебаться от 12 до 40 %.

***Marteilia maurini* Comps, Pichot et Papagianni, 1982 – мартейлия маурини**

Хозяева: мидии – обыкновенная, средиземноморская.

Локализация: пищеварительная железа.

Район обнаружения: Адриатическое, Лигурийское, Средиземное моря, атлантическое побережье Франции. Возможно обнаружение в Ионическом море.

Историческая справка. Впервые этого паразита нашли у средиземноморской мидии, собранной в Венецианском заливе и импортированной во Францию; тогда его определили как *Marteilia* sp. (Comps et al., 1975). Спустя несколько лет паразит был описан в качестве нового вида – *M. maurini* (Comps et al., 1982). По поводу видовой самостоятельности этой мартейлии существуют две диаметрально противоположные точки зрения: согласно одной из них (Longshaw et al., 2001), *M. maurini* является младшим синонимом *M. refringens*, согласно другой (Le Roux et al., 2001), *M. maurini* и *M. refringens* представляют собой разные виды. И хотя *M. maurini* специфична к мидиям, а *M. refringens* – к устрицам, в районах совместного обитания этих моллюсков, там, где встречаемость обеих мартейлий высока, у мидий паразитируют оба вида.

Описание. По своим морфометрическим признакам *M. maurini* практически не отличается от *M. refringens*. Самая ранняя определяемая стадия представлена первичной клеткой с единственной вторичной клеткой внутри неё. Затем паразит проходит через серию деления и продуцирует 8 споронтов (преспорангиев), или вторичных клеток. После деления они содержат 4 зачатка споры (третичные клетки), каждая из которых продуцирует зрелые споры. Зрелые споры состоят из 3 спороплазмов, один внутри другого. Самый наружный спороплазм содержит гаплоспорозомы, форма которых не отличается от таковых у *M. refringens*, хотя они несколько меньше.

Морфология и толщина стенки споры зависят от степени зрелости спор: у более зрелого паразита стенка более толстая.

Биология. См. соответствующий раздел в описании *M. refringens*.

Распространение. Как уже отмечено выше, *M. maurini* зарегистрирована у мидий средиземноморских морей и атлантического побережья Франции, в частности в водах Бретани [Auffret, Poder, 1983 (1985); Comps et al., 1975, 1982]. Однако, учитывая противоречивые мнения относительно видовой самостоятельности *M. maurini*, довольно трудно определить действительные границы ареала этого вида и особенности его распространения в популяциях хозяина. Во всяком случае, из трёх районов на побережье Бретани паразит был обнаружен в двух – в первом из них заражённость мидий составила 13 – 20 %, во втором – 37 – 70 % [Auffret, Poder, 1983 (1985)]. В Лигурийском море на северо-западе Италии в 2002 г. *M. maurini* нашли у 2.77 % обследованных мидий, а в 2003 г. – у 5.82 %, т.е. за год встречаемость паразита увеличилась более чем в два раза (Ercolini et al., 2004).

Патология. См. соответствующий раздел в описании *M. refringens*. Существует мнение [Auffret, Poder, 1983 (1985)], что *M. maurini* представляет большую опасность при массовом культивировании моллюсков в промышленных масштабах.

***Marteilia* spp. – мартейлии**

Под таким названием некоторые авторы описывают найденных у мидий мартейлий, когда по тем или иным причинам затрудняются определить их видовой статус.

Например, А. В. Рыбаков (1986) пишет, что он нашёл *Marteilia* sp. в ооцитах⁷ обыкновенной мидии в зал. Петра Великого (Японское море).

Marteilia sp. была обнаружена у 21.25 % особей средиземноморской мидии из естественных поселений в заливе Термаikos (север Греции) (Virvilis et al., 2003), а также у мидий, выращиваемых в этом же (Rayuan et al., 2003) и Венецианском заливах (Da Ros, 1985).

⁷ Указание на локализацию мартейлий в ооцитах мидий вызывает сомнение.

Обнаружив мартейлий у 5 % мидий от побережья Хорватии, фактически недалеко от тех мест, где впервые была найдена *M. maurini*, исследователи предпочли не относить найденных мартейлий ни к *M. maurini*, ни к *M. refringens* (Zrnčić et al., 1999, 2001). При этом они руководствовались тем, что для окончательного видового определения обнаруженных паразитов необходимо выполнить комплекс молекулярно-генетических исследований, т.к. морфологически оба вида практически не отличаются, а выявленные незначительные различия между ними могут быть результатом паразитирования в разных хозяевах. К тому же, у устриц, выращиваемых в этом же районе, *Marteilia* не была найдена. Напомним, что *M. refringens* предпочтительнее встречается у устриц, а потому обычно встречается у мидий там, где устрицы уже заражены этим паразитом.

У мидий, выращиваемых на юге Италии, также были обнаружены мартейлии. После изучения под электронным микроскопом авторы определили их как *Marteilia* sp., отметив при этом их сходство с *M. maurini*. В одном из районов исследования паразит был зарегистрирован у 4 % моллюсков, а в другом – у 2 % (Tiscar et al., 1993).

ТИП CILIOPHORA (DOFLEIN, 1901) COPELAND, 1956 (рис. 16)

Одни из наиболее высокоорганизованных простейших. Их размеры колеблются от долей миллиметра до 2 – 3 мм у некоторых видов. Форма тела очень разнообразная. Своё название эти организмы получили от ресничек (латинское *cilium* – ресница, ресничка), полностью или частично покрывающих поверхность их тела. Эти реснички, представляющие собой относительно короткие, плотно расположенные, волосовидные образования, находятся в постоянном веслоподобном движении, способствуя перемещению инфузории в толще воды, а также по субстрату. У некоторых форм реснички подталкивают пищевые частички к ротовому отверстию, так называемому цитостому. У паразитических форм рот редуцирован. Ядерный аппарат состоит из ядер двух типов – макро- и микронуклеуса, имеющих разные функции. Макронуклеус крупнее микронуклеуса и содержит генетический материал в виде укороченных осколков ДНК, каждый из которых может дать десятки тысяч копий. Микронуклеус один или несколько, диплоидный, при делении клетки делится митозом.

Обычно есть сократительные вакуоли. Бесполое размножение чередуется с половым процессом, во время которого старый макронуклеус разрушается и развивается новый. При неблагоприятных условиях многие виды образуют покоящиеся цисты, форма и размеры которых чрезвычайно разнообразны.

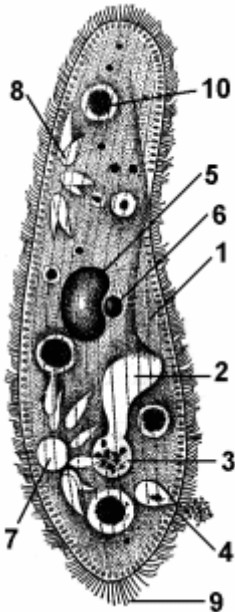


Рис. 16 Общая схема строения инфузорий: 1 – цитостом (клеточный рот); 2 – цитофаринкс (клеточная глотка); 3, 10 – пищеварительные вакуоли; 4 – порошица; 5 – макронуклеус; 6 – микронуклеус; 7, 8 – сократительные вакуоли; 9 – реснички

Живут ресничные практически везде, где есть вода – в озёрах, прудах, реках, морских и океанических водах, в осадках и даже в почве. Некоторые инфузории образуют своеобразные колонии. Среди ресничных встречаются как свободноживущие, так и комменсальные и паразитические формы, хозяевами которых служат самые разнообразные представители беспозвоночных и позвоночных животных. Для многих инфузорий, паразитирующих у двустворчатых моллюсков, характерна узкая специфичность. Если же инфузории встречаются у нескольких видов хозяев, то те близки или систематически, или экологически.

Количество видов этой группы простейших в настоящее время достигает 7500. Однако не исключено, что по мере совершенствования методов их исследования и расширения географии выполняемых работ, это количество будет увеличиваться. В основу классификации Ciliophora положены расположение, положение и ультраструктура ресничек. В последние годы к ним добавлены методы электронной микроскопии и молекулярно-генетические методы.

Взгляды исследователей на классификацию этих организмов во многом совпадают, однако имеются и расхождения, особенно на уровне крупных таксонов – подтипов, надклассов и отрядов. В своей работе мы придерживаемся классификации ресничных, изложенной в работе Линна и Смолла (Lynn, Small, 1997). Более подробную информацию по этому вопросу можно найти на сайте: www.uoguelph.ca/~ciliates/classification. Согласно цитируемым авторам, тип ресничных включает 11 классов. У мидий отмечены представители двух из них – Phyllopharyngea и Oligohymenophorea.

КЛАСС PHYLLOPHARYNGEA DE PUYTORAC ET AL., 1974

Из 9 отрядов, включённых в состав данного класса, у мидий известен один – Rhynchodida Chatton et Lwoff, 1939.

Отряд Rhynchodida Chatton et Lwoff, 1939

В составе отряда два семейства (Ancistrocomidae и Sphenophryidae); у мидий отмечены представители обоих семейств.

Семейство Ancistrocomidae Chatton et Lwoff, 1939

Семейство включает 20 родов, у мидий зарегистрированы представители трёх – *Ancistrocoma* Chatton et Lwoff, 1926, *Crebricoma* Kozloff, 1946 и *Raabella* Chatton et Lwoff, 1950.

Род *Ancistrocoma* Chatton et Lwoff, 1926 (рис. 17)

Анцистрокомы обладают удлинённо-овальным телом, несколько сплюснутым в дорсо-вентральном направлении. Передний конец более или менее заострён. Самая широкая и утолщённая часть тела приходится обычно на его заднюю треть. На переднем конце располагается сократимый хоботок сосущего типа, при помощи которого инфузория прикрепляется к эпителиальным клеткам жабр и пальп моллюска и высасывает их содержимое. Поверхность тела, за исключением самой задней части, покрыта рядами длинных ресничек, сгруппированными в комплексы. Макронуклеус крупный, сосискообразный или овальный. Микронуклеус может быть овальным, сферическим, веретеновидным или сосискообразным.

Типовой вид – *A. pelseneeri* Chatton et Lwoff, 1926.

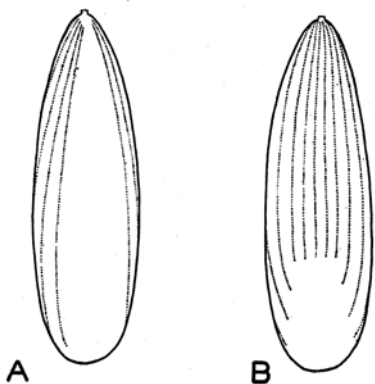
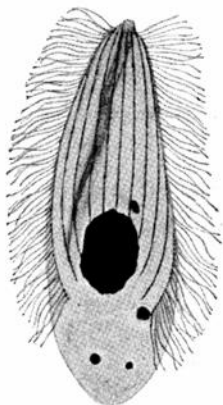


Рис. 17 *Ancistrocoma pelseeneri* (положение ресничных рядов): А – на дорсальной стороне; В – на вентральной стороне (из: Kozloff, 1946с)

Представители данного рода, объединяющего 5 видов, являются симбионтами моллюсков. Каждый из описанных видов обычно приурочен к определённым

виду, или близкородственным видам моллюсков. Например, *A. pelseeneri* Chatton et Lwoff, 1926 (рис. 17) зарегистрирована в основном у видов *Macoma*, а также у *Mya arenaria* и *Cryptomya californica*, *A. pholadis* Chatton et Lwoff, 1926 – у *Pholas candida*, *A. dissimilis* Kozloff, 1946 (рис. 18) – у *Pholadidea penita* и т.д.

Рис. 18 *Ancistrocoma dissimilis* (вид с вентральной стороны) (из: Kozloff, 1946с)



Что касается обнаружения анцистроком у мидий, то информация об этом содержится в двух публикациях (Рыбаков, Холодковская, 1987; Холодковская, 2003), авторы которых приводят только родовое название обнаруженных инфузорий – *Ancistrocoma* sp., не сопровождая его описанием и рисунком. Размеры инфузорий составляли 67.5 – 84.6 (в среднем 73.6) мкм в длину и 27.0 – 45.9 (38.6) мкм в ширину. Инфузории были найдены у мидий в Одесском заливе Чёрного моря.

А. В. Рыбаков (1986) пишет о находке *Ancistrocoma*⁸ sp. (по мнению автора, скорее всего, это – *A. myae*) у митилид (вид хозяина

⁸ В цитируемой работе А. В. Рыбакова в названиях рода и семейства допущены опечатки – *Ancistrocoma* и *Ancystrocomidae*.

не конкретизирован) в заливе Петра Великого Японского моря. Поскольку он обследовал 3 вида митилид, среди которых были представители родов *Mytilus*, *Crenomytilus* и *Modiolus*, о каком моллюске в данном случае идёт речь, мы не знаем.

Род *Crebricoma* Kozloff, 1946

Род был установлен для вида *Hypocomina carinata* Raabe, 1934, описанного из мидий Балтийского моря. Тело инфузорий удлинённое, несколько уплощённое дорсо-вентрально и зауженное впереди. Передний конец снабжён сократимым сосущим хоботком, переходящим во внутренний трубчатый канал. Ряды ресничек многочисленные и, за исключением немногих ресничек на дорсальной поверхности или левом боковом крае, расположены на вентральной поверхности. На правой стороне системы ресничек два длинных, разделённых пространством ряда образуют комплекс, отделённый от остальных рядов, которые по большей части близко расположены. Расположение рядов ресничек на переднем конце тела формирует неполный шов. Симбионты моллюсков.

Типовой вид – *C. carinata* (Raabe, 1934) Kozloff, 1946.

***Crebricoma carinata* (Raabe, 1934) Kozloff, 1946** –
кребрикома килеватая (рис. 19)

Син.: *Hypocomina carinata* Raabe, 1934

Хозяева: мидии – обыкновенная (голубая), средиземноморская.

Локализация: эпителий пальп и ктенидиальных филаментов.

Район обнаружения: Балтийское и Чёрное моря, тихоокеанское побережье США (зал. Сан-Франциско).

Историческая справка. Как отмечено выше, первоначально вид был описан как *Hypocomina carinata* (Raabe, 1934). Однако принадлежность *H. carinata* к роду *Hypocomina* Chatton et Lwoff, 1924 сразу же была поставлена под сомнение (Jarocki, 1935). Е. Козлов (Kozloff, 1946a), нашедший этот вид у мидий в заливе Сан-Франциско, после детального изучения морфологии обнаруженных инфузорий пришёл к выводу о необходимости их выделения в отдельный род, которому он дал название *Crebricoma*. Соглашаясь с тем, что *Hypocomina carinata* правомочно переведена в новый род

Crebricoma, Лаукнер (Lauckner, 1983) полагает, что инфузории из Балтийского моря отличаются от тех, что Е. Козлов нашёл у мидий в Сан-Франциском заливе. По этой причине он предлагает придать *C. carinata* из тихоокеанских мидий статус нового вида – *Crebricoma kozloffi*.

Описание. Тело удлинённое, несколько уплощённое дорсо-вентрально. При взгляде с брюшной стороны и, особенно, со спинной стороны форма тела напоминает тыквенное семечко (рис. 19 А). Раабе (Raabe, 1934) отметил наличие килеобразного выступа на дорсальной стороне тела (отсюда видовое название инфузории: от латинского *carinatus* – килеватый, килевой). Однако Е. Козлов (Kozloff, 1946а) пишет, что он не видел подобных выступов ни у фиксированных экземпляров, ни у тех, что находились в состоянии плазмолиза. На правой стороне тела располагаются два ряда ресничек, разделённых широким пространством. Наружный ряд тянется примерно на 2/3 длины тела. Полоса из более чем 30 рядов ресничек, за исключением близко расположенных 3 или 4 на левой стороне, составляет систему ресничек.

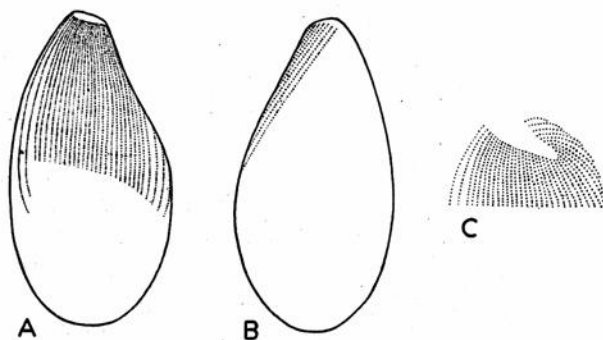


Рис. 19
Crebricoma carinata (расположение ресничных рядов): А – на вентральной стороне; В – на дорсальной стороне; С – вид переднего конца (из:

Kozloff, 1946а)

Близко расположенные ряды протягиваются до половины или 2/3 длины тела, становясь заметно длиннее по направлению к левой стороне. Длина ресничек примерно 10 – 11 мкм. Цитоплазма бесцветная и содержит несколько маленьких рефракционных гранул. Сократительная вакуоль открывается впереди на вентральной стороне. Макронуклеус крупный, сосискообразный или овальный, распо-

лагается в задней половине тела. Микронуклеус сферический, обычно лежит возле спинной поверхности близко к переднему концу макронуклеуса.

Инфузории из Балтийского моря имели в длину 52 – 72 мкм и в ширину 30 мкм, из Чёрного моря – 70 и 20 мкм соответственно (Холодковская, 2003). Размеры инфузорий из залива Сан-Франциско: длина 58 – 71 мкм (в среднем около 64), ширина 27 – 39 (31), толщина 22 – 31 (25) (Kozloff, 1946a).

Биология. Судя по солёности водоёмов, в которых обнаружены кребрикимы, этих инфузорий можно отнести к эвригалинным видам.

Распространение. Как уже отмечено, кребрикома обнаружена у мидий в водах Европы и США. В Чёрном море она найдена только в его северо-западной части, причём, как указывает автор находки, только на одной станции (Холодковская, 2003).

Патология. Сведения о патогенности кребриком для мидий в литературе отсутствуют.

Род *Raabella* Chatton et Lwoff, 1950

Род был установлен для вида *Hypocomides mytili* Chatton et Lwoff, 1922, переименованного в результате этой процедуры в *Raabella helensis*, оказавшегося таким образом типовым видом рода.

***Raabella helensis* Chatton et Lwoff, 1950 –**

раабелла хеленская (рис. 20)

Син.: *Hypocomides mytili* Chatton et Lwoff, 1922

Хозяева: мидии – обыкновенная (голубая), средиземноморская.

Локализация: поверхность жабр.

Район обнаружения: Чёрное и Балтийское моря, атлантическое побережье Франции (Росков), тихоокеанское побережье США (залив Сан-Франциско) (?).

Историческая справка. Первоначально эти инфузории были описаны под названием *Hypocomides mytili* Chatton et Lwoff, 1922. Отнесение к роду *Hypocomides* оказалось ошибочным, и впоследствии для них был обоснован новый род – *Raabella*, а сам вид получил новое название – *R. helensis* Chatton et Lwoff, 1950 (видовое название

паразита происходит от географического названия района его первого обнаружения – о. Хель в Польше). Несмотря на эти изменения, в более поздних работах некоторых исследователей (Dumitrescu, Zaharia, 1993) вид указывается под старым названием. Раабе (Raabe, 1938) считает, что *R. helensis* представлена двумя формами – крупной и мелкой (*R. helensis* f. *major* и *R. helensis* f. *minor*), с чем соглашается и Е. В. Холодковская (2003). Однако Е. Козлов (Kozloff, 1946b) замечает, что он не обнаружил у инфузорий *Hypocomides mytili*, найденных им в мидиях залива Сан-Франциско, тенденции к разделению на две размерные группы. Более того, он никогда не наблюдал среди живых инфузорий столь мелких форм, как те, что Раабе отнёс к f. *minor*. Замечу, что Лаукнер (Lauckner, 1983) оставляет инфузорий, описанных Е. Козловым под названием *Hypocomides mytili*, как *Raabella* sp., подчёркивая тем самым их отличия от типичной *Raabella helensis*.

Описание. Тело удлинённое и несколько уплощённое дорсо-вентрально. Реснички расположены в основном на мелкой вогнутой части, занимающей передние 3/5 вентральной поверхности тела. Дорсальная поверхность и та часть вентральной поверхности, которая расположена позади ресничного комплекса, выпуклая. Передний конец тела снабжён коротким сократимым хоботком, которым инфузория прикрепляется к эпителиальным клеткам жабр и пальп моллюска и высасывает их содержимое. Система ресничек состоит из трёх отдельных комплексов. Центральный ресничный комплекс состоит из 7 рядов, протягивающихся до середины или одной трети длины тела, становясь заметно длиннее к левой стороне тела. Правый комплекс состоит из 2 рядов, каждый из которых достигает примерно середины тела; левый – из 8 близко расположенных рядов, длина которых составляет одну треть или половину длины тела. Реснички около 9 мкм в длину. Цитоплазма бесцветная, содержит многочисленные липидные капельки в дополнение к пищевым включениям. В задней части тела иногда видно несколько более крупных пищеварительных вакуолей. Сократительная вакуоль открывается впереди на вентральной поверхности. Макронуклеус обычно овальный, иногда сосискообразный, реже сферический, расположен в задней половине тела. Микронуклеус сферический, обычно лежит возле середины тела, впереди макронуклеуса, хотя иногда виден слева от него.

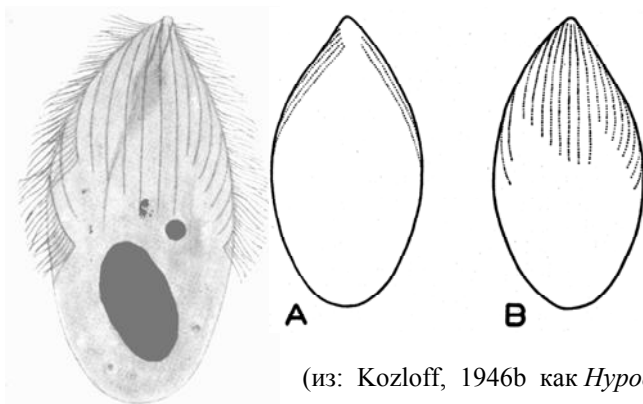


Рис. 20 *Raabella helensis*: слева – вид с вентральной стороны; справа – расположение ресничных рядов: А – на дорсальной стороне; В – на вентральной стороне

(из: Kozloff, 1946b как *Hypocomides mytili*)

Размеры черноморских раабел: 11 – 16 (14) x 6 мкм (мелкие формы) и 30 – 36 (33) x 14 (крупные формы) (Холодковская, 2003). Эти данные несколько отличаются от приводимых Раабе (Raabe, 1938): 17 – 26 x 15 – 17 и 26 – 36 x 19 – 21 мкм соответственно. По информации Е. Козлова (Kozloff, 1946b), длина инфузорий из мидий залива Сан-Франциско 34 – 48 мкм (в среднем около 40), ширина 16 – 22 (18), толщина 13 – 18 (14.5).

Биология. За исключением того, что этих инфузорий отличается эвригалинность, о чём свидетельствуют их находки в столь разных по солёности акваториях, более ничего об особенностях их биологии и экологии сказать не представляется возможным.

Распространение. К настоящему времени раабелла зарегистрирована у мидий в водах Европы и США. Е. Козлов (Kozloff, 1946b) нашёл её у 80 % обследованных им мидий в различных участках Сан-Францисского залива, причём чаще всего эти инфузории встречались вместе с *Crebricoma carinata* и *Ancistrum mytili*. В Чёрном море раабелла найдена у мидий от болгарских до кавказских берегов. В частности, в водах Румынии её находили у 5 – 10 % мидий по 2 – 8 экз. в поле зрения микроскопа (x10) (Dumitrescu, Zaharia, 1993). Вопреки предположению, что разные формы раабеллы приурочены к разным глубинам, Е. В. Холодковская (2003) обнаружила их в мантийной полости одной и той же особи моллюска.

Помимо мидий, *R. helensis* зарегистрирована у *Polymesoda caroliniana* (сем. Corbiculidae) в Мексиканском заливе (Madrazo-

Garibay, López-Ochoterena, 1988). Размеры инфузорий составляли 28 x 14 мкм. Эти же авторы отмечают *Hypocomides mytili* у *P. caroliniana*, а также у *Rangianella flexuosa* (сем. Mactridae). Размеры этих инфузорий крупнее – 39 x 19 мкм. По поводу таксономического статуса *H. mytili* см. выше.

Патология. Сведения о патогенности раабелл для мидий отсутствуют.

Семейство Sphenophryidae Chatton et Lwoff, 1921

В составе семейства 3 рода, у мидий известны представители одного – *Gargarius* Chatton et Lwoff, 1934.

Род *Gargarius* Chatton et Lwoff, 1934

Очень мелкие инфузории своеобразной формы, с хорошо различимым хоботком и выступами по краю вентральной стороны.

Типовой вид – *G. gargarius* Chatton et Lwoff, 1934.

***Gargarius gargarius* Chatton et Lwoff, 1934 – гаргариус гаргариус (рис. 21)**

Син.: *Rhynchophrya cristallina* Raabe, 1935

Хозяева: мидии – обыкновенная (голубая), средиземноморская.

Локализация: поверхность жабр.

Район обнаружения: Средиземное, Чёрное и Балтийское моря, воды Франции.

Историческая справка. Вид впервые описан от голубой мидии из вод Франции в 1934 г. Практически в то же время – в 1935 г. – он был обнаружен у мидий Балтийского моря и описан под названием *Rhynchophrya cristallina* Raabe, 1935. В настоящее время это видовое название рассматривают синонимом *G. gargarius*.

Описание. Очень мелкие, изогнуто-овальные, сплюснутые в дорсо-вентральном направлении инфузории, размерами 25 – 35 x 12 – 15 мкм. От дорсальной стороны тела вправо отходит своеобразный хоботок, при помощи которого инфузории прикрепляются к поверхности жабр моллюска. По краю вентральной стороны располагаются выступы пелликулы в виде гребешка. Функция этих выступов пока неясна. Поверхность тела лишена ресничек, за исключением вен-

тральной стороны, где они расположены двумя полосами. Макронуклеус удлинённо-овальный, крупный, микронуклеус сферический, диаметром до 5 мкм.

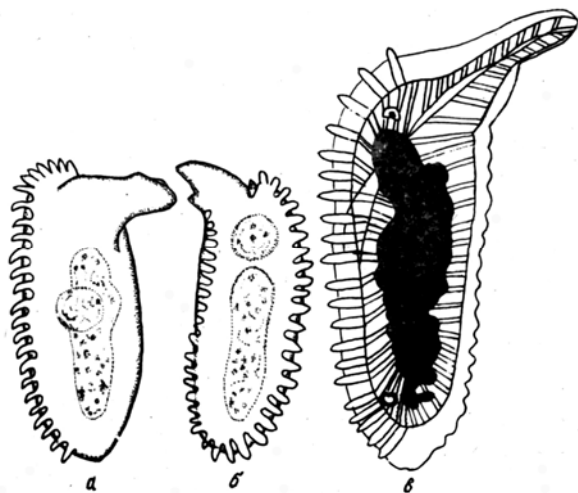


Рис. 21 *Gargarius gargarius*: а – дорсальная сторона тела; б – вентральная сторона тела; в – окрашенный препарат (из: Гаевская и др., 1990а – по: Chatton, Lwoff, 1950)

Биология.

Симбиотический вид морского происхождения. В силу редкой встречаемости,

биология и экология гаргариуса практически не изучены. Если же судить по районам обнаружения этих простейших, которые охватывают как солоноватоводные моря, так и воды с типичной океанической солёностью, то гаргариус относится к эвригалинным видам.

Распространение. Как уже отмечено, гаргариус обнаружен у мидий в Балтийском море, у атлантических и средиземноморских берегов Франции и в Чёрном море. В последнем из перечисленных районов он обнаружен только в его северо-западной части: у 0.1 % обследованных моллюсков в единичных экземплярах (Гаевская и др., 1990а). В Балтике доля мидий с этими инфузориями не превышала 2 %.

Помимо мидий, этот же вид гаргариуса зарегистрировали у *Rangianella flexuosa* (сем. Mactridae) в Мексиканском заливе (Madrado-Garibay, López-Ochoterena, 1988). Размеры мексиканских инфузорий (55 x 36 мкм) существенно отличаются от таковых особей *G. gargarius*, описанного из мидий.

Патология. Сведения о патогенности гаргариуса для мидий в литературе отсутствуют; однако, принимая во внимание редкую встречаемость и низкую численность этих инфузорий в моллюске, можно предположить отсутствие таковой.

Rhynchodida-подобные инфузории

К этой группе нами отнесены инфузории, чья систематическая принадлежность авторами не установлена, за исключением того, что они относятся к отряду Rhynchodida Chatton et Lwoff, 1939 класса Phyllopharyngea de Puytorac et al., 1974 (рис. 22). В англоязычной литературе этих инфузорий называют по-разному: Mussel protozoan X (MPX) – неизвестные простейшие мидий; Intracellular ciliate of the digestive tubule – внутриклеточные инфузории пищеварительного канальца; Ciliophora-like organism (CULO) – реснично-подобный организм; Digestive gland ciliates – инфузории пищеварительной железы; Digestive tubule ciliates – инфузории пищеварительного канальца.

Хозяева: мидии – обыкновенная (съедобная), средиземноморская, тихоокеанская.

Локализация: эпителий пищеварительных канальцев моллюсков; менее обычно инфузории встречаются свободными в просвете канальцев или наполовину погружёнными в их эпителий.

Район обнаружения: Северное море, у северо-западных берегов Испании, вдоль восточных и западных берегов Северной Америки, включая Канаду.

Описание. Форма тела веретеновидная или грушевидная, размеры 9 – 16 x 4.5 – 6.0 мкм. Несмотря на специфику локализации, реснички у инфузорий сохраняются. Макронуклеус полиморфный – от овального до шарообразного, микронуклеус сферический, иногда их несколько.

Распространение. У побережья Испании в 1988 – 1989 гг. инфузории встретились на каждой станции в среднем у 11.8 – 31.9 % мидий (Villalba et al., 1997). Наивысший среднемесячный показатель, отмеченный на двух станциях, составлял 90 %. Интенсивность заражения в большинстве случаев была низкой, а в одной клетке обычно располагался один паразит.

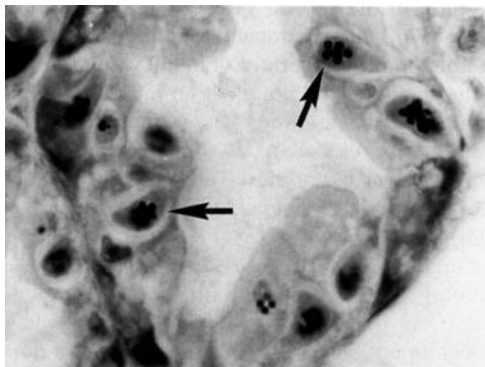


Рис. 22 Грушеобразные инфузории (указаны стрелкой) в эпителиальных клетках пищеварительных канальцев мидии (из: Villalba et al., 1997)

Патология. Каких-либо патологических отклонений у мидий, в которых

были обнаружены описываемые инфузории, не выявлено, за исключением некоторого увеличения в объёме клеток, содержащих этих простейших.

КЛАСС OLIGOHYMENOPHOREA DE PUYTORAC ET AL., 1974

В составе класса 10 отрядов, представители 5 из них отмечены у мидий.

Отряд *Philasterida* Small, 1967

Отряд включает 15 семейств, у мидий зарегистрированы представители одного из них – *Uronematidae*.

Семейство *Uronematidae* Thompson, 1964

В составе семейства 6 родов, у мидий отмечены представители только одного рода – *Uronema* Dujardin, 1841.

Род *Uronema* Dujardin, 1841

Мелкие инфузории овальной, грушевидной или каплевидной формы, иногда латерально уплощены. Задний конец тела закруглённый, а зауженный передний конец тупо срезан. Поверхность тела покрыта длинными, нежными ресничками в 15 – 16 рядах. Имеется хвостовая ресничка, по длине почти равная длине тела. Передний полюс без ресничек. Макронуклеус в передней половине тела, но не апикальный. Сократительная вакуоль одна, лежит в задней половине тела.

Типовой вид – *Uronema marinum* Dujardin, 1841⁹.

Систематика рода *Uronema* разработана слабо, многие виды являются сомнительными.

Уронемы в последние годы привлекают пристальное внимание исследователей по той причине, что они вызывают эпизоотии среди морских и солоноватоводных рыб, особенно при содержании тех в искусственных условиях – домашних или общественных аквариумах или же в марихозяйствах. Эти эпизоотии сопровождаются гибелью рыб и приводят к значительным экономическим потерям.

Наиболее известна среди этих патогенов *U. marinum* (син. *Loxocephalus putrinus* Kahl, 1926) – уронема морская (рис. 23) Удлиненно-овальные инфузории, длиной 30 – 50 мкм. Передний полюс без ресничек и несколько асимметрично изогнут. Реснички сгруппированы в 15 продольных рядов. Имеется хвостовая ресничка, по своей длине равная длине тела. Короткая треугольная ротовая полость расположена впереди и несёт небольшую наружную ундулирующую мембрану и 3 адоральных мембранеллы в её глубине. Общая длина ротовой полости достигает 1/6 длины тела. Сферический макронуклеус расположен в области рта, близко к нему лежит единственный микронуклеус. Сократительная вакуоль находится в заднем конце тела. Конъюгация происходит слиянием передних концов тела.

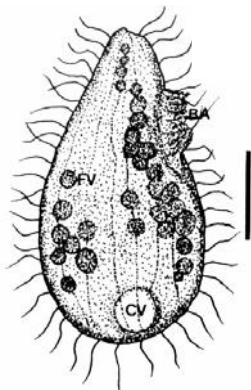


Рис. 23 *Uronema marinum* из мозга камбалы, выращиваемой в Корее (из: Jee et al., 2001)

Эти инфузории очень обычны среди гниющих водорослей и органики. В 1980 г. уронема стала причиной массовой гибели 9 видов морских рыб в Нью-Йоркском Аквариуме (Cheung et al., 1980). В настоящее время подобные случаи отмечают в самых разных районах земного ша-

⁹ Любопытный факт: среди водорослей в семействе Caetophoraceae также имеются род *Uronema* Lagerheim и вид *Uronema marinum* Womersley, 1984.

ра. Так, сильное поражение *U. marinum* было зарегистрировано у выращиваемого в Корее паралихта. Огромные количества инфузорий, питающихся тканью хозяина, были обнаружены внутри мышечной ткани, жабр, мозга и почек рыб, вызывая в них дистрофические изменения и некроз (Jee et al., 2001).

В Австралии наблюдались случаи быстрой гибели тунцов, содержащихся до поступления на рынок в специальных ёмкостях (Munday et al., 1997), причиной которой стали инфузории другого вида уронем – *U. nigricans* (Müller, 1786). Первоначально паразит заселяет обонятельные розетки рыбы, а затем захватывает обонятельные нервы и, в конечном итоге, – мозг.

У моллюсков уронем регистрируют очень редко. Так, известно, что *U. marinum* стала причиной гибели личинок двух видов устриц (Lauckner, 1983). При этом предполагается, что уронемы поражают только или ослабленных моллюсков или погибших в результате бактериальной или грибковой инфекции, т.е. являются вторичными поселенцами моллюсков.

Румынские исследователи (Dumitrescu, Zaharia, 1993) зарегистрировали *U. marinum*¹⁰ у 10 – 25 % черноморских мидий в количестве 2 – 3 экз. в поле зрения микроскопа (x10). Описание вида и рисунки в цитируемой работе отсутствуют.

Отряд Pleuronematida Fauré-Fremiet in Corliss, 1956

В составе отряда 9 семейств, у мидий отмечены представители одного из них – Peniculistomatidae.

Семейство Peniculistomatidae Fenchel, 1965

Семейство включает 3 рода, у мидий зарегистрированы представители двух – *Mytilophilus* Antipa et Dolan, 1985 и *Peniculistoma* Jankowski, 1964.

¹⁰ В цитируемой работе вид указан как *U. marina* Schewiskoff, 1889. Однако *Uronema* в описании данного автора (Schewiskoff) выделена в самостоятельный вид, названный в его честь *U. schewiskoffi* Buddenbrock, 1920 (син. *U. marina* Schewiskoff, 1889).

Род *Mytilophilus* Antipa et Dolan, 1985

Род установлен для инфузорий, обнаруженных у мидий тихоокеанского побережья США и отличающихся от близкого рода *Peniculistoma* уникальным строением ротового аппарата (Antipa, Dolan, 1985).

Типовой и единственный вид рода – *M. pacifica* Antipa et Dolan, 1985.

Описавшие данный род авторы замечают, что именно из-за внешнего морфологического сходства с *Peniculistoma* и встречаемости фактически в одних и тех же хозяевах – мидиях, этот род долгое время оставался неизвестным («its past anonymity»).

***Mytilophilus pacifica* Antipa et Dolan, 1985 – митилёфилюс тихоокеанский (рис. 24)**

Хозяева: мидия калифорнийская.

Локализация: нога и мантия.

Район обнаружения: тихоокеанское побережье США.

Историческая справка. Как уже отмечено выше, вид описан в качестве типового в новом роде пеникулостоматид. Публикации, посвящённые этому виду, очень немногочисленны; последняя из них, в которой изложены результаты изучения строения пелликулы инфузории, относится к 1997 г. (Salehi-Ashtiani, Antipa, 1997).

Описание. Довольно крупные уплощённые инфузории, при взгляде сбоку почкообразной формы, несколько заострённые к переднему концу и с широко закруглённым задним концом. Длина тела живых инфузорий 99 – 143 (116 ± 9.8) мкм, глубина 44 – 77 (65.6 ± 11.2). Около 250 рядов кинет отходят от крестообразного переднего шва; ряды более или менее продольно ориентированы и заканчиваются в широком, но менее заметном заднем шве, протянувшимся поперёк заднего края клетки. Поры сократительной вакуоли (обычно 2 – 4) располагаются у задне-дорсального края клетки, в области заднего шва. Цитопрокт не наблюдается. Ротовая зона при взгляде с брюшной стороны¹¹ по форме напоминает удлинённую каплю, со-

¹¹ Брюшной стороной у инфузорий традиционно считается та, на которой расположен рот.

ставляет примерно $1/3 - 1/2$ длины тела и тянется вдоль средней и задней части клетки; её диаметр охватывает около четверти длины клетки. Ротовая полость находится в закруглённом заднем участке этой зоны. Ротовые органеллы состоят из ундулирующей мембраны и 3 мембранелл, при этом вторая мембранелла состоит из двух частей, а третья мембранелла самая крупная и состоит примерно из 30 рядов кинет. Крупный макронуклеус лежит в передней половине клетки, его диаметр составляет примерно четвертую часть её длины. Единственная, заметная сократительная вакуоль находится в задне-дорсальном секторе. Размеры фиксированных инфузорий: длина 56 – 120 мкм, глубина 47 – 81, ширина 22 – 57, количество рядов кинет 198 – 289, микронуклеусов 1 – 4.

Инфузории обычно связаны с субстратом, примыкая к нему всегда левой стороной тела, реснички которой обладают способностью прикреплять организм к субстрату.

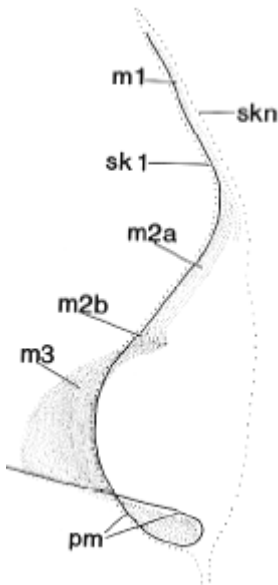


Рис. 24

Mytilophilus pacifica: слева

– ротовые

структуры (sk1

– соматическая

кинета 1; skn –

другие сомати-

ческие кинеты;

pm – парораль-

ная мембрана;

m1, m2a, m2b,

m3 – мембран-

еллы); справа –

живая особь,

вид с левого

бока (стрелки показывают границы ротовой полости; m – макронуклеус) (из: Antipa, Dolan, 1985).

Биология. Изучая *M. pacifica*, исследователи довольно регулярно наблюдали у инфузорий процесс конъюгации, при котором передний шов одной особи контактировал с передней ротовой областью другой особи.

По поводу возможных взаимоотношений *M. pacifica* с мидиями существует мнение, что их связывают или комменсальные, или даже мутуалистические отношения.

Распространение. *M. pacifica* известен только из калифорнийской мидии и только из района тихоокеанского побережья США в прибрежье штатов Орегон и Калифорния (расстояние между крайними точками обнаружения инфузорий у мидий составляло 1100 км). Количество инфузорий в одном моллюске колебалось от 3 – 10 до 100 экз.

Патология. Авторы, описавшие *M. pacifica*, не наблюдали какого-либо негативного воздействия инфузорий на моллюсков.

Род *Peniculistoma* Jankowski, 1964

Син.: *Kidderia* Raabe, 1934; *Morgania* Kahl, 1934

***Peniculistoma mytili* (De Morgan, 1925) Jankowski, 1964** – пеникулистома мидиевая (рис. 25)

Син.: *Conchophthirius mytili* De Morgan, 1925

Kidderia mytili (De Morgan, 1925) Raabe, 1934

Morgania mytili (De Morgan, 1925) Kahl, 1934

Хозяева: мидии – средиземноморская, обыкновенная (голубая).

Локализация: эпителий ноги и прилегающих частей тела.

Район обнаружения: от Чёрного до Северного, Балтийского и Белого морей, атлантическое и тихоокеанское побережье США.

Историческая справка. Вид впервые описан из мантийной полости мидий из района Плимута под названием *Conchophthirius mytili* De Morgan, 1925. В 1934 г. З. Раабе (Raabe, 1934) выделил его в новый род *Kidderia*, А. Каль (Kahl, 1934) – в род *Morgania*. Позже выяснилось, что оба эти названия являются младшими гомонимами других таксонов¹², и появилось новое название рода – *Peniculistoma* Jankowski, 1964 с единственным видом *P. mytili* (De Morgan, 1925).

¹² Например, среди двустворчатых моллюсков имеется род *Kidderia*.

Описание. Довольно крупные инфузории почкообразной формы. У особей с большим количеством пищеварительных вакуолей оно становится округлым (рис. 25) и приобретает тёмную окраску из-за цвета вакуолей. Вентральная сторона в своей задней половине слегка вогнута, дорсальная – слегка выпуклая. Перистом, или околоротовая впадина, начинается на расстоянии $1/3$ от переднего конца тела как небольшое узкое углубление и тянется справа вдоль вентральной стороны, слегка расширяясь кзади, где находится рот – цитостом. Тело покрыто многочисленными, близко расположенными рядами ресничек длиной до 12 мкм. Комплекс ресничного предротового аппарата состоит из ундулирующей мембраны и трёх мембранелл. Мембрана располагается вдоль правого края ротовой зоны. Первая мембранелла лежит вдоль левого края ротовой зоны и окружает её задний край. Вторая мембранелла состоит из двух частей: первая располагается между мембраной и первой мембранеллой и параллельна ей, вторая выглядит как двойной ряд кинетосом в правом углу её задней четверти. Третья мембранелла в виде изогнутого поля кинетосом. Макронуклеус крупный, почковидный или овальный, расположен в центре тела и хорошо заметен у живых инфузорий как прозрачное гранулированное тело. Число микронуклеусов варьирует от 1 до 4, чаще всего их 2 – 3; они имеют сферическую форму и лежат впереди макронуклеуса. Пищевые вакуоли многочисленны, располагаются в основном в задней части тела. В вакуолях содержатся бактерии, микроводоросли, фрагменты ресничного эпителия ноги моллюска и даже сперма хозяина. Сократительная вакуоль одна, лежит в заднем левом отделе тела. Размножение пеникули-

стом происходит в виде процесса монотомии или простым делением надвое и конъюгацией.

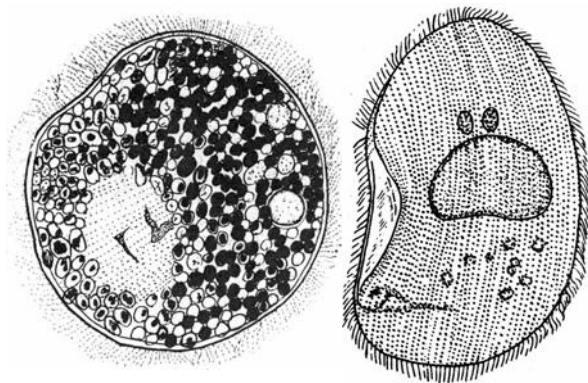


Рис. 25 *Peniculistoma mytili* (слева – из: Lauckner, 1983; справа – из: Гаевская и др., 1990а)

Более подробную информацию об особенностях размножения *P. mytili* можно найти в работе А. В. Гаевской с соавторами (1990а).

Данные разных авторов относительно размеров *P. mytili* значительно отличаются друг от друга: 140 – 150 x 80 – 110 мкм, 132 – 202 (170) x 76 – 161 (108.5), 100 – 180 x 120, 110 – 176 (140) x 66 – 110 (92). По нашим данным, длина тела *P. mytili* от черноморской мидии 139 – 145 (в среднем 142) мкм, ширина 56 – 110 (86).

Пеникулистомы обычно ползают по поверхности ноги и мышц мидий. Передвигаются они скользящими движениями, плотно прилегая к поверхности субстрата вентральной стороной. Попавшие в воду инфузории медленно плавают ныряющими кругами и быстро опускаются на дно.

Биология. *P. mytili* появляется у мидий по достижении ими длины 10 – 20 мм, далее с возрастом заселённость моллюсков увеличивается, и максимальное количество инфузорий, исчисляемое десятками, характерно для размерной группы 40 – 60 мм; у более крупных мидий инфузории встречаются значительно реже. Возможно, что определённую роль в этом играет тот факт, что более крупные мидии, особенно на коллекторах, как правило, покрыты слоем более молодых, осевших на них мидий. Вероятно, изменение условий фильтрации, сопровождающееся уменьшением количества пищи, неблагоприятно отражается и на комменсалах. Пеникулистомы – суспензоядные фильтраторы, в основном бактериофаги, и используют взвешенную пищу, поступающую в мантийную полость моллюска, благодаря деятельности его жаберных ресничек. Наличие пищи является одним из основных факторов, регулирующих численность популяции *P. mytili*, живущих в мантийной полости мидий.

Несмотря на то, что 5 % инфузорий постоянно находятся в стадии деления, отчётливо выраженной тенденции к увеличению их численности в мидии не наблюдается; возможно, по той причине, что значительное количество инфузорий постоянно поступает из моллюсков в окружающую среду. Установлено, что в чистой морской воде при температуре 14°C они могут выживать 48 – 72 ч (цит. по Lauckner, 1983), при 10°C – до 200 ч (Fenchel, 1965). По нашим данным (Гаевская и др., 1990а), при температуре 12 – 14°C инфузории

сохраняют активность до 40 ч. Этого времени вполне достаточно для распределения инфузорий в популяции мидий и заселения ими новых хозяев. Заселение моллюсков происходит контангиозным путём. В морской воде, в которую внесено небольшое количество гемолимфы мидий, пеникулистомы могут питаться, расти и даже делиться один или два раза.

Распространение. Распространение *P. mytili* довольно интересно: она обнаружена в водах Европы и у обоих берегов США (Гаевская и др., 1990а, 1990б; Холодковская, 2003; Янковский, 1966; Beers, 1959; Dolan, Antipa, 1985; Dumitrescu, Zaharia, 1993; Dumitrescu, Telembici, 1996/1997; Fenchel, 1965; Kidder, 1933; Raabe, 1949 и др.). В северных морях Европы пеникулистома отмечена у 76 – 100 % мидий, их численность в одном моллюске в среднем не превышает 20 особей (цит. по Гаевской и др., 1990). Максимальное количество – 300 экз. – зарегистрировано у мидий из прибрежных вод Швеции.

Изучая процесс формирования паразитофауны обыкновенной мидии, культивируемой в Белом море, В. Г. Кулачкова (1986) установила, что за 2 года встречаемость *P. mytili* возросла с 76.7 до 89.3 %, при этом более интенсивно росла заселённость моллюсков в верхнем горизонте воды.

В Чёрном море *P. mytili* более обычна у берегов Крыма и Кавказа (в зависимости от сезона и глубины района ею может быть заселено до 100 % мидий), а в северо-западной и западной части моря встречается реже. Например, в водах Румынии в мае – октябре 1991 г. её нашли у 10 – 25 % мидий по 1 – 8 экз. в поле зрения микроскопа (x10) (Dumitrescu, Zaharia, 1993), а в мае – сентябре 1995 г. – у 5 – 30 % мидий (Dumitrescu, Telembici, 1996/1997). В июле – августе 1990 г. у берегов Болгарии на глубине 45 м пеникулистома была встречена у 30 % мидий (обследовались особи длиной 5.8 – 6.5 см) в количестве 1 – 50 экз. (исследования отдела экологической паразитологии ИнБЮМ НАН Украины). Тогда же на Филлофорном поле Зернова её обнаружили у 0.5 – 30 % мидий по 2 – 17 экз., в районе Феодосии – у 17.3 % моллюсков в количестве 2 – 5 экз. (мидии были собраны на глубине 28 м). На кавказском побережье в районе м. Б. Утриш *P. mytili* встретила у 25 % моллюсков.

На распространение этой инфузории влияет температура воды: между низкой температурой и численностью *P. mytili* наблюдается положительная связь.

Существует мнение, что *P. mytili* специфична к моллюскам рода *Mytilus*. Попытки заразить модиол (*Modiolus modiolus*) потерпели неудачу (цит. по Lauckner, 1983). В этой связи весьма любопытна информация об обнаружении *P. mytili* (под названием *Conchophthirius mytili*) у моллюсков семейств Mactridae (*Rangia cuneata* и *Rangianella flexuosa*) и Corbiculidae (*Polymesoda caroliniana*) в Мексиканском заливе (Madrado-Garibay, López-Ochoterena, 1988). Размеры инфузорий составляли 132 x 79 мкм.

Патология. Мы не располагаем сведениями о патогенности пеникулистом для мидий. И хотя цитоплазма *P. mytili* постоянно заполнена большим количеством пищевых вакуолей, содержащих бактерий, жгутиковых, микроводоросли, входящих также и в рацион мидий, невысокая численность этих инфузорий в моллюске практически исключает возможную конкуренцию между ними за пищу. Наличие в вакуолях пеникулистом тёмнопигментированных эпителиальных клеток моллюска предполагает возможность их «отшелушивания» комменсалом.

Отряд Thigmotrichida Chatton et Lwoff, 1922

В отряде 5 семейств, у мидий известны представители одного – Ancistridae.

Семейство Ancistridae Issel, 1903

Семейство включает 7 родов, у мидий зарегистрированы представители одного из них – *Ancistrum* Maupas, 1883.

Род *Ancistrum* Maupas, 1883¹³

Син.: *Eupoterion* Maclellan et Connell, 1931

***Ancistrum mytili* (Quennerstedt, 1867) Maupas, 1883 – анциструм мидиевый (рис. 26)**

Син.: *Opalina mytili* Quennerstedt, 1867

¹³ Это родовое название использовали в своей систематике и ботаники: в сем. Rosacea Adans, 1763 имеется род *Ancistrum* J. R. Forst et G. Forst.

Хозяева: мидии – средиземноморская, съедобная (голубая).

Локализация: поверхность жабр, внутри гонад.

Район обнаружения: воды Европы от Чёрного до Балтийского и Белого морей, атлантические воды США и Канады, тихоокеанское побережье США (зал. Сан-Франциско).

Историческая справка. Вид впервые описан из мидий западного побережья Швеции (Quennerstedt, 1867) под названием *Opalina mytili*. Позднее его нашли в Средиземном море и вместе с другими родственными видами перевели в состав нового рода *Ancistrum* Маурас, 1883. В дальнейшем *A. mytili* отмечают у мидий практически по всему их ареалу. В Чёрном море его впервые зарегистрировали у берегов Болгарии, а затем и в других районах моря.

В англоязычной литературе эту инфузорию относят к группе с общим названием «Gill ciliates of mussels» – жаберные инфузории мидий.

Многие исследователи отмечают вариабельность соматических признаков *A. mytili* – длины и ширины тела, количества ресничных рядов. В соответствии с этим в различных регионах Мирового океана выделяют от 3 до 5 форм *A. mytili*. Каждая из этих форм обитает аллопатрически, наблюдающиеся различия являются следствием воздействия местных условий – солёности, глубины и т.п.

Описание. Форма тела удлинённо-овальная, ближе к грушевидной, с зауженным передним концом. Левая сторона вогнутая, правая выпуклая. У крупных особей с многочисленными пищеварительными вакуолями тело становится более округлым. Задняя дорсальная часть клетки иногда выступает в виде небольшого, заострённого шипика. Тело покрыто многочисленными (31 – 68) рядами ресничек, идущими от выступающего переднего шва к заднему концу тела. Левосторонние реснички более многочисленны (17 – 38 рядов) и более сближены, чем правосторонние (11 – 31 ряд). Расстояние между рядами правой стороны 2 мкм, левой – 1 мкм. Длина ресничек до 5 мкм. Ресничный предротовой аппарат состоит из ундулирующей мембраны и трёх мембранелл. Во время фильтрации мембрана образует своеобразный велюм, перпендикулярный вентральной поверхности тела. Вместе с вибрирующими ресничками мембранелл он направляет частички пищи ко рту. Цитопрокт характерной дугообразной формы. Макронуклеус крупный, почкообразный, выпуклой сто-

роной ориентирован к вентральной поверхности тела; позади него расположен меньшего размера сферический микронуклеус. Сократительная вакуоль лежит в задней части тела. Здесь же располагаются многочисленные пищевые вакуоли размером до 5 мкм.

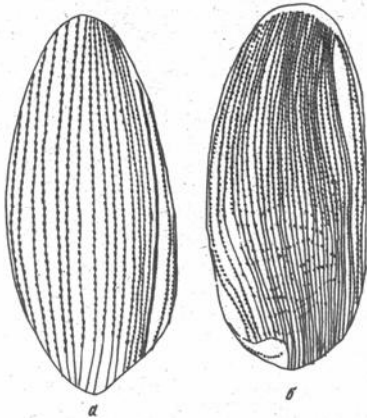


Рис. 26 *Ancistrum mytili*: расположение ресничек на правой и левой сторонах тела (по: Fenchel, 1965 – из: Гаевская и др., 1990а)

Размеры *A. mytili* от мидий атлантического побережья США: длина тела 52 – 74 мкм (в среднем 67), ширина 20 – 38 (31); из Балтийского моря: соответственно 69 – 88 (79) и 22 – 41 (30) (крупные формы) и 55 – 73 (61) и 23 – 42 (мелкие формы); из Чёрного моря: 68 – 86 (76) и 27 – 50 мкм.

A. mytili находится в контакте с жабрами и, двигаясь активно и свободно, прижимается к ним вентральной стороной. В мантийной жидкости мидий инфузории быстро плавают вращательными концентрическими движениями. При этом диагональное движение волн ресничек переходит во вращательное движение вокруг продольной оси.

Биология. *A. mytili* обычно встречается вместе с *P. mytili*, но оба вида занимают разные экологические ниши. Как уже отмечено, первый из них обитает на жабрах, а второй – на ноге и близлежащих органах. Морфологическая адаптация *A. mytili* проявляется в удлинённой и уплощённой форме тела, позволяющей свободно и быстро двигаться между жаберными филаментами и оказывать минимум сопротивления водному течению, создаваемому жабрами. У *P. mytili* тело округлое, сильно уплощённое, снабжено огромным количеством мелких ресничек и вогнуто со стороны, обращённой к субстрату, – всё это даёт инфузории возможность как бы скользить по субстрату, плотно соприкасаясь с ним. Следует отметить и тот факт, что *A.*

mytili способен захватывать только мелкие пищевые частицы, не более 1 мкм в диаметре, тогда как размер пищевых частиц у *P. mytili* может достигать 8 мкм.

A. mytili может быть активной в морской воде при температуре 12 – 14°C до 3 суток, т.е. достаточно длительное время для того, чтобы встретить подходящего хозяина. По другим данным (Fenchel, 1965), продолжительность жизни инфузории вне организма хозяина при температуре 10 – 15°C составляет 100 ч.

Распространение. Анциструмы рано появляются у мидий, мы обнаруживали их у моллюсков, начиная с 4-миллиметровой длины. По мере роста хозяина численность инфузорий увеличивается, и их максимальное количество (десятки – сотни экземпляров) наблюдается у моллюсков 40 – 60 мм длины. У более крупных особей численность инфузорий падает. Например, в районе Туапсе у мидий длиной 70 – 80 мм было встречено всего по 2 – 7 инфузорий.

A. mytili встречается фактически везде, где обитают его хозяева – мидии. Показатели заселённости им моллюсков зависят от таких факторов, как размеры хозяев, сезон, глубина, режим течений, характер биотопа, сгонно-нагонные ветры. Например, на восточном побережье Канады *A. mytili* является наиболее обычным паразитом обыкновенной мидии (Moret et al., 1999a,b), в Белом море он отмечен у 90 – 98.1 % коллекторных мидий (Кулачкова, 1986), в прибрежных водах Крыма и Кавказа мы находили его летом – у 80 – 100 % моллюсков, зимой – у 60 – 70 % (Гаевская и др., 1990а; Найдёнова, Гаевская, 1992). Несколько ниже показатели встречаемости анциструма в водах Румынии: в мае – октябре 1991 г. он был обнаружен у 10 – 50 % мидий (Dumitrescu, Zaharia, 1993), в мае – сентябре 1995 г. – у 5 – 30 % (Dumitrescu, Telembici, 1996/1997). Возможно, что подобные колебания показателей зависели от размеров вскрытых моллюсков (авторы не указывают этих величин), а также характера биотопа. О существовании подобной зависимости свидетельствуют следующие данные.

Исследованные в районе м. Большой Утриш мидии длиной 3.5 – 4.0 см были заселены анциструмом на 20 %, 4.5 – 5.0 см – на 30 %, а моллюски длиной 6.0 – 7.5 см – на 40 %. В Одесском заливе анциструм обнаружен у 78.2 ± 3.54 % мидий донных поселений, у 30.1 ± 3.49 % мидий из обрастания у уреза воды и у 34.9 ± 3.32 %

коллекторных моллюсков. В. Г. Кулачкова (1986) также отмечала более высокую заселённость анциструмами мидий из верхних горизонтов субстрата.

Судя по видовому названию *A. mytili* (анциструм мидиевый), можно предположить, что эта инфузория характерна для мидий. Однако в ряде случаев исследователи доводят определение инфузорий, найденных в мидиях, только до родового уровня. Например, сообщается о находке *Ancistrum* sp. у мидий, выращиваемых в Венецианском заливе (Da Ros, 1985).

A. mytili обнаружен также у моллюсков семейств Mactridae (*Rangia cuneata* и *Rangianella flexuosa*) и Corbiculidae (*Polymesoda caroliniana*) в Мексиканском заливе (Madrazo-Garibay, López-Ochoterena, 1988). Размеры инфузорий составляли 72 x 37 мкм.

Патология. Анциструмов относят к комменсальным формам, не причиняющим вреда своему хозяину. Вместе с тем, существует мнение, что эти инфузории при определённых условиях могут становиться опасными для мидий, вызывая патологические изменения в их организме. Высокая плотность инфузорий на жабрах¹⁴ препятствует току воды, осуществляющему перемещение пищевых частиц по эпителиальной поверхности, вызывает раздражение, которое может привести к временному прекращению движения ресничек жабр и, следовательно, расстройству дыхания. Кроме того, раздражающий эффект стимулирует чрезмерное выделение слизи моллюском. Однако именно это обстоятельство приводит к ухудшению условий существования самих инфузорий, и их численность снижается. Вместе с тем, учитывая специфику питания анциструма, весьма активно переваривающего бактерий (до 20 тыс. бактериальных клеток за час), можно предположить, что при высокой численности этих инфузорий у коллекторных мидий, они могут выступать как пищевой конкурент моллюска.

Любопытная информация содержится в работе португальских исследователей: они обнаружили анциструмов внутри гонады самок мидий, где они явно питались содержимым ооцитов (Teia dos Santos, Coimbra, 1995).

¹⁴ По нашим данным, количество анциструмов в одном моллюске может превышать 300 экз.

Гиперпаразитизм. Внутри цитоплазмы инфузорий могут встретиться гиперпаразиты из прокариот – *Chlamydia* или *Rickettsia*.

Отряд Mobilida Kahl, 1933

В отряде 5 семейств, у мидий известны представители двух из них – Trichodinidae и Urceolariidae.

Семейство Trichodinidae Claus, 1874

В составе семейства 8 родов, у мидий отмечены представители одного из них – *Trichodina* Ehrenberg, 1830.

Род Trichodina Ehrenberg, 1830 (рис. 27)

Тело блюдцеобразной (при взгляде сверху) или грушевидной (сбоку) формы, диаметром до 100 мкм (иногда крупнее), с присоской для прикрепления к телу хозяина. На дне прикрепительного диска находится опорное кольцо (венчик), состоящее из многочисленных зубцов (их количество и форма служат диагностическими чертами триходин). Зубцы венчика с хорошо развитыми наружными и внутренними отростками и центральной конусовидной частью. Эти зубчики представляют собой скелетные элементы, служащие для усиления прочности прикрепительного диска. По краю прикрепительного диска находится 2 ряда ресничек, при помощи которых инфузории активно передвигаются. Макронуклеус колбасовидный, чаще подковообразный, микронуклеус округлый или удлинённый. Паразиты и комменсалы пресноводных и морских рыб, беспозвоночных, в том числе моллюсков, амфибий.

Типовой вид – *Trichodina pediculus* (Mueller, 1773) Ehrenberg, 1830.

В составе рода более 140 видов. Большая часть триходин описана от рыб. Что касается их регистрации у моллюсков, то примерно в половине случаев определение обнаруженных триходин не доведено до видового уровня, однако остальные описанные виды отличает узкая специфичность, т.е. приуроченность к конкретному хозяину.

Единственное сообщение о находке триходин у мидий содержится в работе румынских исследователей (Dumitrescu, Zaharia,

1993), которые определили обнаруженных ими инфузорий как *Trichodina domerguei gobii* Raabe, 1959. Триходины встречались у 15 – 60 % обследованных мидий, а количество инфузорий в поле зрения микроскопа (x10) не превышало 2 – 5 экз. По поводу определения систематической принадлежности этих инфузорий замечу, что *T. domerguei gobii* (рис. 27) является паразитом рыб, и отмечена в Чёрном и Азовском морях у различных видов бычков, барабули, зеленушки, кефалевых и ряда других рыб (Гаевская и др., 1975).

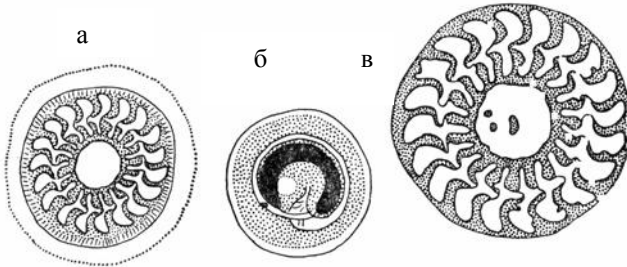


Рис. 27 *Trichodina domerguei gobii*: а, в – прикрепительный диск; б – ядерный аппарат и адоральная спираль (из: Гаевская и др., 1975)

Освоение этим видом ещё и беспозвоночного хозяина представляется маловероятным. Ни описания, ни рисунка обнаруженных триходин авторы не приводят. По этой причине внешний вид триходин, паразитирующих у двустворчатых моллюсков, проиллюстрирую рисунком *Trichodina myicola* Uzmann et Stickney, 1954, заимствованным из сводной работы Лаукнера (Lauckner, 1983) (рис. 28).

Учитывая особенности морфологии триходин, их следует отнести к фильтраторам, способным собирать взвешенные в воде частички, например, бактерий, которых, действительно, находили в их пищеварительных вакуолях. Однако в пищеварительных вакуолях триходин, живущих на жабрах рыб, отмечают красные кровяные тельца, что свидетельствует о разрушении ими жаберного эпителия. У устриц, заселённых триходинами, также наблюдали гиперплазию и разрушение жаберных филламентов, а потому предполагают, что эти инфузории могут питаться эпителиальными клетками и кровью моллюсков (Lauckner, 1983). Другими словами, триходин следует отнести к числу потенциально опасных симбионтов, поскольку высокая

численность этих простейших у моллюсков, особенно у их молоди, может стать причиной гибели сильно заражённых особей.

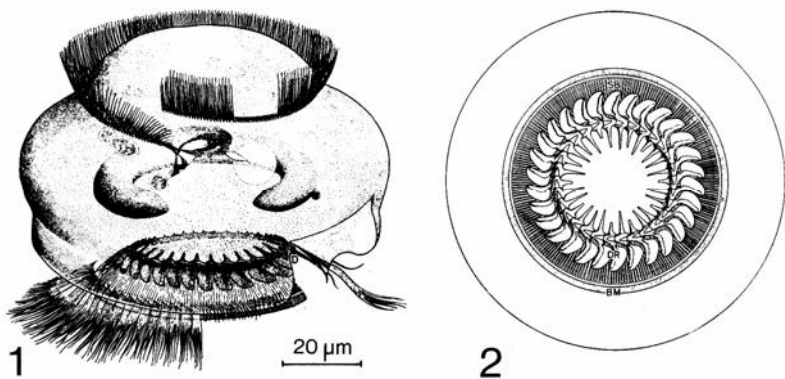


Рис. 28 *Trichodina myicola* из *Mya arenaria*: 1 – вентро-латеральный аспект (полусхематическая реконструкция целого организма); 2 – вид на прикрепительный диск, показывающий детали кольца зубцов, исчерченную полоску и край мембраны

Семейство *Urceolariidae* Dujardin, 1845

Под таким названием – *Urceolariidae* gen. sp. – сообщают А. В. Рыбаков и Е. В. Холодковская (1987) и Е. В. Холодковская (2003) об инфузориях, которых они обнаружили у средиземноморской мидии на западе Одесского залива Чёрного моря. В отдельных районах встречаемость урцеоляриид у мидий достигала 50 %. Описание вида отсутствует.

Отряд *Astomatida* Schewiakoff, 1896

В составе отряда 9 семейств, у мидий отмечены представители одного – *Anoplophryidae*

Семейство *Anoplophryidae* C epede, 1910

В составе семейства 10 родов, у мидий зарегистрированы представители одного рода – *Anoplophrya* Stein, 1860. В мантийной полости и

кишечнике съедобной мидии из района Аркашона (Франция) были обнаружены крупные, длиной до 120 мкм, инфузории, описанные как *Anoplophrya mytili* Delphy, 1938. Более никем эта находка не была повторена. Поскольку аноплогориды являются обычными эндосимбионтами наземных олигохет, то регистрация инфузорий данного семейства у морских моллюсков вызывает у исследователей определённые сомнения (Lauckner, 1983).

Ciliata sp.

Неопределённые инфузории были обнаружены у обыкновенной мидии на западе Швеции (Svardh, Thulin, 1985).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ материалов, изложенных в главе 2, позволяет сделать следующие краткие выводы.

Фауна протозоа мидий Мирового океана в настоящее время представлена 6 типами, 7 классами, 13 отрядами, 15 семействами, 18 родами и 19 видами: Apicomplexa – 3 семейства, 3 рода и 3 вида; Naplosporidia – 1, 2 и 2 соответственно; Paramухеа – 1, 1 и 2; Ciliophora – 8, 10 и 10 (11); Perkinsozoa – 1, 1 и 1; Metamonada – 1 семейство, 1 род и 1 вид. К этим 19 видам следует добавить еще 18, видовой статус которых точно не установлен (обозначены авторами как species – sp.), и тогда количество видов возрастает до 37, но число родов при этом пока остаётся тем же – 18. В определённой степени это может свидетельствовать о том, что основной фон протофауны мидий на уровне типов, отрядов и даже семейств фактически очерчен, а обогащение её состава будет происходить за счёт уточнения систематического положения тех видов, определение которых пока затруднено по тем или иным причинам. Однако следует иметь в виду, что в настоящее время в таксономическом статусе отдельных групп, и даже типов, протозоа постоянно происходят изменения, в ряде случаев очень существенные. Например, совсем недавно в состав протозоа входил тип микроспоридий, один из представителей которого – *Steinhausia mytilovum* известен как патогенный для мидий паразит, зарегистрированный, кстати, и в Чёрном море. В соответствии с последними молекулярно-генетическими исследованиями, этот тип переведён в царство грибов¹.

Не стоит забывать и о том, что мы располагаем информацией по фауне протозоа только четырёх видов мидий. При этом наиболее изученными из них являются виды, наиболее распространённые – обыкновенная (16 видов протозоа) и средиземноморская (23) мидии (см. Приложение). Сведения о протофауне калифорнийской и тихоокеанской мидий очень скудны – 3 и 2 вида соответственно, а

¹ Материалы по данной группе будут изложены в отдельной монографии.

простейшие корейской, чилийской, аргентинской и австралийской мидий фактически не изучены².

Подавляющее большинство простейших, и, прежде всего, инфузории, которых регистрируют у мидий, относится к комменсалам, однако имеются и паразитические формы, способные при высокой численности негативно влиять на организм моллюсков (об этом подробно говорилось в соответствующих разделах главы 2). Среди этих патогенных организмов необходимо отметить грегариину *Nematopsis legeri*, кокцидию *Pseudoklossia semiluna*, гаплоспоридий *Haplosporidium tumefacientis* и *Minchinia* sp., парамиксей *Marteilia refringens* и *M. maurini*, перкинсиду *Perkinsus* sp. Двух из них – *M. refringens* и *Perkinsus* sp., чьими основными хозяевами являются устрицы, относят к летальным паразитам этих моллюсков. Существуют реальные опасения, что мартейлиозис, вызываемый *M. refringens*, может представлять серьёзную угрозу мидийным хозяйствам, в частности у побережья Галиции (Испания) (Villalba et al., 1993). На стр. 54 был приведён пример, заимствованный из процитированной статьи. Исследователи подсчитали, что общая смертность мидий, вызванная этим паразитом, за 18 мес. культивирования (от яйца до достижения моллюсками товарного размера) может колебаться от 12 до 40 %. Известно, что средиземноморская и обыкновенная мидии легко скрещиваются в природе и дают вполне жизнеспособное потомство, однако гибриды менее устойчивы к заражению мартейлией и более сильно заражены этим патогеном (Fuentes et al., 2002). Что касается *Perkinsus* sp., то столь негативного влияния на мидий, как это имеет место в случае его паразитирования у устриц, не наблюдается. Как уже отмечено, возможная причина этого кроется в высокой анти-*Perkinsus* активности гемолимфы мидий (Anderson, Beaven, 2001).

И, наконец, самого серьёзного внимания заслуживает информация о регистрации у мидий двух видов протозоа: кокцидии *Cryptosporidium parvum* – в водах Испании и Ирландии, и инфузории *Uronema marinum* – в водах Румынии. На долю первого из них

² У перечисленных видов мидий известны представители других групп паразитов и комменсалов, в частности трематоды, турбеллярии, копеподы, губки, о которых пойдёт речь в специальных выпусках данной серии монографий.

приходится 50 % всех зарегистрированных случаев заболевания людей криптоспоридиозом, широко распространённым по всем континентам. Учитывая тот факт, что данный паразит, в отличие от многих других кишечных патогенов, может заражать самых разных хозяев – от беспозвоночных до позвоночных, выживать в самых разнообразных условиях окружающей среды в течение длительного периода времени, вопросу его встречаемости у мидий следует уделить особое внимание. Второй вид – *U. marinum* вызывает эпизоотии среди морских и солоноватоводных рыб, особенно при содержании тех в искусственных условиях – аквариумах или же в марихозайствах. Возможность его паразитирования у беспозвоночных хозяев, в том числе у мидий, требует дополнительного исследования.

Замечу, что все перечисленные патогены, за редким исключением, характеризуются исключительно широким географическим распространением.

Что касается средиземноморской мидии, обитающей в Чёрном море, то здесь у неё зарегистрировано 12 видов протозоа (Гаевская и др., 1990; Холодковская, 2003). При этом у 3 из них таксономический статус точно не установлен, а у двух – сомнителен и информация по ним, к тому же, очень скудна. Еще беднее фауна простейших у мидий от берегов Крыма – всего 5 видов, но причина подобного, на мой взгляд, в недостаточном внимании к тем протозоа, чьё существование так или иначе связано с мидиями. Совершенно очевидно, что более углублённые исследования протофауны черноморских мидий значительно расширят наши представления о ней, а настоящая книга призвана помочь исследователям сориентироваться в данном вопросе.

Литература

Белофастова И. П. Грегарины рода нематопсис черноморских мидий // V Всесоюзн. конф. по пром. беспозвоночным (Минск – Нарочь, 9 – 13 октября 1990): тез. докл. - М., 1990. – С. 175 – 176.

Белофастова И. П. Грегарины рода *Nematopsis* (Eugregarinida, Porosporidae) – паразиты черноморских моллюсков // Паразитология. – 1996. – 30, 2. – С. 159 – 173.

Белофастова И. П. *Nematopsis legeri* de Beachamp, 1910 (Eugregarinida, Porosporidae) – паразиты моллюсков Чёрного моря // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 3 – 6.

Гаевская А. В. Паразитологические аспекты интродукции чужеродных организмов в морские экосистемы // Морск. экол. журн. – 2004. – 3, 1. – С. 18 – 22.

Гаевская А. В., Губанов В. В., Мачкевский В. К. и др. Паразиты, комменсалы и болезни черноморской мидии. – Киев: Наук. думка, 1990а. – 132 с.

Гаевская А. В., Гусев А. В., Делямуре С. Л., Донец З. С. и др. Определитель паразитов позвоночных Чёрного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1975. – 551 с.

Гаевская А. В., Солонченко А. И., Лобанова Т. М. Симбионты, обрастатели и вредители черноморских мидий. – Симферополь: Редотдел Крымского облполиграфиздата, 1990б. – 20 с.

Губанов В. В., Анцупова Л. В., Головенко В. К., Ковальчук Н. А. Влияние некоторых паразитов на масс-размерные и биохимические показатели черноморских мидий // III Всесоюзн. конф. по морской биологии (Севастополь, октябрь 1988 г.): Тез. докл. – Киев, 1988. – Ч. 2. – С. 59 – 60.

Ковальчук Н. А., Холодковская Е. В., Губанов В. В. Распространение в Чёрном море грегарины *Nematopsis legeri*, возбудителя нематопсиоза мидий и устриц // V Всесоюзн. конф. по пром. беспозвоночным (Минск – Нарочь, 9 – 13 октября 1990 г.): тез. докл. - М., 1990. – С. 180 – 181.

Кулачкова В. Г. Паразитологическая ситуация в опытно-промышленном марихозяйстве по выращиванию мидий в Белом море (второй год выращивания) // IV Всесоюзн. конф. по пром. беспозвоночным: тез. докл. – Севастополь, 1986. – ч. 2. – С. 343 – 344.

Найдёнова Н. Н., Гаевская А. В. Мидия *Mytilus galloprovincialis* как биотоп инфузории *Ancistrum mytili* // Паразитология и патология морских организмов: тез. докл. – Севастополь, 1992. – С. 32 – 34.

Найдёнова Н. Н., Захалёва В. А., Солонченко А. И. «Нематопсиоз» черноморских мидий *Mytilus galloprovincialis* // III Всесоюзн. конф. по морской

биологии (Севастополь, октябрь 1988 г.): Тез. докл. – Киев, 1988. – ч. 2. – С. 75 – 76.

Рыбаков А. В. Паразиты и комменсалы промысловых моллюсков в заливе Петра Великого Японского моря. – Владивосток: Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, 1986. – Препринт № 15. – 36 с.

Рыбаков А. В., Холодковская Е. В. Паразиты и комменсалы мидии *Mytilus galloprovincialis* в северо-западной части Чёрного моря // Биол. моря (Владивосток). – 1987. – № 2. – С. 22 – 29.

Холодковская Е. В. Итоги изучения фауны симбионтов промысловых черноморских двустворчатых моллюсков // Экология моря. – 2003. – Вып. 63. – С. 66 – 72.

Янковский А. В. Морфология Ciliophora, VII. *Peniculistoma mytili* (Morg.) Jank. – паразиты мидий Мурманна // Вопросы морской биологии. – 1966. – С. 134 – 137.

Ackefors H. European aquaculture industry towards the year 2000 // ICES CM 1996/F:13. – 36 p.

Anderson R. S., Beaven A. E. A comparative study of anti-*Perkinsus* activity in bivalve sera // J. Shellfish Res. – 2001. – 20, no. 3. – P. 1011 – 1017.

Antipa G. A., Dolan J. *Mytilophilus pacificae* n. g., n. sp.: a new mytilid endocommensal ciliate (Scuticociliatida) // Trans. Amer. Microsc. Soc. – 1985. – 104, 4. – P. 360 – 368.

Audemard C., Barnaud A., Collins C. M., Le Roux F. et al. Claire ponds as an experimental model for *Marteilia refringens* life-cycle studies: new perspectives // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 2001. – 257, no. 1. – P. 87 – 108.

Audemard C., Barnaud A., Le Roux F., Sauriau P.-G., Berthe F. Model of experimental transmission and molecular biological tools to study *Marteilia refringens* life-cycle // J. Euk. Microbiol. (37th Annual Meeting, 1999) – 1999. (<http://www.uga.edu/~protozoa/secabs/abstr/int/f2/f202.html>)

Audemard C., Le Roux F., Barnaud A., Collins C. M. et al. Needle in a haystack: involvement of the copepod *Paracartia grani* in the life cycle of the oyster pathogen *Marteilia refringens* // Parasitology. – 2002. – 124, no. 3. – P. 315 – 323.

Audemard C., Sajus M.-C., Barnaud A., Sautou B. et al. Infection dynamics of *Marteilia refringens* in flat oyster *Ostrea edulis* and copepod *Paracartia grani* in a Claire pond of Marennes-Oléron Bay *virginica* // Dis. aquat. Org. – 2004. – 61, no. 1 – 2. – P. 103 – 111.

Auffret M., Poder M. Recherches sur *Marteilia maurini*, parasite de *Mytilus edulis* sur les côtes de Bretagne nord // Rev. Trav. Inst. Pêches Marit. – 1983 (1985). – 47, 1-2. – P. 105 – 109.

- Beers C. D.* Some observations on the autecology of the ciliate *Conchophthirius mytili* // J. Elisha Mitchell Sci. Soc. – 1959. – **75**, 1. – P. 3 – 10.
- Berthe F. C. J., Le Roux F., Peyretailade E.* et al. Phylogenetic analysis of the small subunit ribosomal RNA of *Marteilia refringens* validates the existence of Phylum Paramyxia (Desportes and Perkins, 1990) // J. Euk. Microbiol. – 2000. – **47**, no. 3. – P. 288 – 293.
- Bigas M., Sagristà E., Bozzo M. G., Durfort M., Poquet M.* Occurrence of heavy metals and protozoan parasites in the mussel, *Mytilus galloprovincialis*, collected in the western Mediterranean // Ecotoxicol. Environ. Restor. – 2000. – **3**, no. 1. – P. 16 – 21.
- Bower S. M.* Diseases and parasites of mussels: The Mussel *Mytilus*. Ecology, physiology, genetics and culture // Developments in Aquaculture and Fisheries Science. – 1992. – **25**. – Elsevier, Amsterdam. – P. 543 – 563. -
- Bower S. M.* Synopsis of infectious diseases and parasites of commercially exploited shellfish. – 2001. (<http://www-sci.pac.dfo-mpo.gc.ca/shelldis/pages/...>)
- Bower S. M., Figueras A. J.* Infectious diseases of mussels, especially pertaining to mussel transplantation // World Aquaculture. – 1989. – **20**. – P. 89 – 93.
- Bower S. M., McGladdery S. E., Weller I.* Synopsis of infectious diseases and parasites of commercially exploited shellfish // Ann. Review Fish. Dis. – 1994. – **4**. – P. 1 – 199.
- Branch G. M., Stephanni C. N.* Can we predict the effect of alien species? A case-history of the invasion of South Africa by *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck) // J. Exper. Mar. Biol. Ecol. – 2004. – **300**. – P. 189 – 215.
- Brands S. L.* (comp.) Systema Naturae 2000. Universal Taxonomic Services. – Amsterdam, The Netherlands, 1989 – 2005. [Online: <http://sn2000.taxonomy.nl/>]
- Canestri-Trotti G. C., Baccarani E. M., Paesanti F., Turolla E.* Infezioni parassitarie in mitili (*Mytilus galloprovincialis*) provenienti da Goro (Ferrara – Nord Adriatico – Italia) // Boll. Soc. Ital. Patol. Ittica. – 1999. – **11**, no. 28. – P. 40 – 48.
- Carballa M. J., Villalba A., Lopez C.* Seasonal variation and effect of age, food availability, size, gonadal development, and parasitism on the hemogram of *Mytilus galloprovincialis* // J. Invert. Path. – 1998. – **72**, no. 3. – P. 304 – 312.
- Cavalier-Smith T.* Kingdom Protozoa and its 18 phyla // Microbiol. Review. – 1993. – **57**. – P. 953 – 994.
- Cavalier-Smith T.* The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2002. – **52**. – P. 297 – 354.

Cavalier-Smith T. Only six kingdoms of life // Proc. R. Soc. Lond. B. – 2004. – **271**. – P. 1251 – 1262.

Chalmers R. M., Sturdee A. P., Mellors P. et al. *Cryptosporidium parvum* in environmental samples in the Sligo area, Republic of Ireland: a preliminary report // Lett. Appl. Microbiol. – 1997. – **25**, no. 5. – P. 380 – 384.

Chatton E., Lwow A. Recherches sur les Ciliés Thrigmotriches // Trav. St. Biol. Roscoff. – 1950. – **11**. – P. 349 – 485.

Cheung P. J., Nigrelli R. F., Ruggieri G. D. Studied on the morphology of *Uronema marinum* Dujardin (Ciliata: Uronematidae) with a description of the histopathology of the infection in marine fishes // J. Fish Dis. – 1980. – **3**. – P. 295 – 303.

Clopton R. E. Order Eugregarinorida Léger, 1892. Pages 205 – 288, 353 – 369 / J. J. Lee, G. F. Ledale, P. Bradbury, eds. The illustrated Guide to the Protozoa. – 2000. – 2nd ed., **1**. - Soc. Protozoologists, Lawrence, Kansas, USA. – 689 p.

Comps M., Grizel G., Tigé G., Duthoit J.-L. Parasites nouveaux de la glande digestive des mollusques marins *Mytilus edulis* L. et *Cardium edule* L. // Comp. Rend. Hebd. Séanc. L'Acad. Sci., Paris. – 1975. – **D 281**, 2–3. – P. 179 – 181.

Comps M., Pichot Y., Papagianni P. Recherche sur *Marteilia maurini* n. sp. parasite de moule *Mytilus galloprovincialis* Lmk // Rev. Trav. Inst. (scient. Tech.) Pêch. Marit. – 1982. – **45**, n. 3. – P. 211 – 214.

Comps M., Tigé G. Fine structure of *Minchinia* sp., a haplosporidan infecting the mussel *Mytilus galloprovincialis* L. // Syst. Parasitol. – 1997. – **38**, no. 1. – P. 45 – 50.

Culloty S. C., Novoa B., Pernas M., Longshaw M. et al. Susceptibility of a number of bivalve species to the protozoan parasite *Bonamia ostreae* and their ability to act as vectors for this parasite // Dis. aquat. Org. – 1999. – **37**, no. 1. – P. 73 – 80.

Da Ros L. Indagine parassitologica su *Mytilus galloprovincialis* Lmk. allevato in Laguna di Venezia // Oebalia. – 1985. – **11**, no. 3. – P. 809 – 811.

Deng M.-Q., Peterson R. P., Cliver D. O. First findings of *Cryptosporidium* and *Giardia* in California sea lions (*Zalophus xalifornianus*) // J. Parasitol. – 2000. – **86**, no. 3. – P. 490 – 494.

Desser S. S., Bower S. M., Hong H. *Pseudoklossia seminula* n. sp. (Apicomplexa: Aggregatidae): a coccidian parasite of blue mussels, species of *Mytilus*, from British Columbia, Canada // Parasite. – 1998. – **5**, no. 1. – P. 17 – 22

Dethlefsen V. Zur Parasitologie der Miesmuschel (*Mytilus edulis* L.) // Ber. deutsch. wiss. Komm. Meeresforsch. – 1972. – **22**. – P. 344 – 371.

Dolan J., Antipa G. A. Comparative stomatogenesis of two endocommensal scuticociliates, *Peniculistoma mytili* and *Mytilophilus pacificae* from marine mytilid mussels (1) // *Protistologica*. – 1985. – **21**, 3. – P. 323 – 332.

Dujardin F. Histoire naturelle des Zoophytes, Infusoires, comprenant la Physiologie et la Classification de ces Animaux, et la Manière de les étudier à l'Aide du Microscope. – Roret, Paris, 1841.

Dumitrescu E., Telembici A. Bonnées preliminaries sur l'aire de distribution des maladies chez le mollusque *Mytilus galloprovincialis* Lamarck de la zone sud du littoral roumain // *Cercetări marine*. – 1996 – 1997. – Nr. 29 – 30. – P. 201 – 206.

Dumitrescu E., Zaharia T. Maladies signalees chez *Mytilus galloprovincialis* Lmk. de la Baie de Mamaia – littoral roumain de la Mer Noire // *Cercetări marine*. – 1993. – Nr. 26. – P. 143 – 150.

Ercolini C., Ceschia G., Dall'Orto B. C., Terarolli A. et al. Presenza di *Marteilia* spp. in mitili (*Mytilus galloprovincialis*) d'allevamento nelle acque litoranee della Liguria orientale // *Ittiopatologia*. – 2004. – **1**. – P. 127 – 134.

Farley C. A. A computerized coding system for organs, tissues, lesions, and parasites of bivalve mollusks and its application in pollution monitoring with *Mytilus edulis* // *Mar. Environm. Res.* – 1988. – **24**. – P. 243 – 249.

Fenchel T. Ciliates from Scandinavian mollusks // *Ophelia*. – 1965. – **2**. – P. 71 – 174.

Figueras A. J., Jardón C. F., Caldas J. R. Diseases and parasites of rafted mussels (*Mytilus galloprovincialis*): preliminary results // *Aquaculture*. – 1991. – **99**, no. 1. – P. 17 – 33.

Freire-Santos F., Oteiza-Lopez A. M., Vergara-Castiblanco C. A. et al. Detection of *Cryptosporidium parvum* oocysts in bivalve mollusks destined for human consumption // *J. Parasitol.* – 2000. – **86**, no. 4. – P. 853 – 854.

Fuentes J., Lopez J., Mosquera E. Et al. Growth, mortality, pathological conditions and protein expression of *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis* crosses cultured in the Ria de Arousa (NW of Spain) // *Aquaculture*. – 2002. – **213**, no. 1 – 4. – P. 233 – 251.

Fuentes J., Villalba A., Zapata C., Alvarez G. Effects of stock and culture environment on infections by *Marteilia refringens* and *Mytilicola intestinalis* in the mussel *Mytilus galloprovincialis* cultured in Galicia (NW Spain) // *Dis. aquat. Org.* – 1995. – **21**. – P. 21 – 226.

Gomez-Bautista M., Ortega-Mora L. M., Tabares E. et al. Detection of infectious *Cryptosporidium parvum* oocysts in mussels (*Mytilus galloprovincialis*) and cockles (*Cerastoderma edule*) // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2000. – **66**, no. 5. – P. 1866 – 1870.

Gosling E. M. The systematic status of *Mytilus galloprovincialis* in Western Europe: A review // Malacologia. – 1984. – **25**, 2. – P. 551 – 568.

Graczyk T. K., Macrogliose D. J., Lafontaine de Y. et al. *Cryptosporidium parvum* oocysts in zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): evidence from the St Lawrence River // Parasitol. Res. – 2001. – **87**, no. 3. – P. 231 – 234.

Gutiérrez M. Nota sobre marteiliasis en el mejillón, *Mytilus edulis* (L.), de la costa Noroeste de España // Investig. pesquas. – 1977. – **41**. – P. 637 – 642.

Jarocki J. Studies on ciliates from fresh-water mollusks. I. // Bull. int. Acad. Sci. Cracovie, Cl. Sci. math. Nat. – 1935. – B (II). – P. 201.

Lee B.-Y., Kim Y.-C., Park M. S. Morphology and biology of parasite responsible for scuticociliatosis of cultured olive flounder *Paralichthys olivaceus* // Dis. aquat. Org. – 2001. – **47**, 1. – P. 49 – 55.

Kahl A. Ciliata endocommensalia et parasitica // Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. – 1934. – **2**, 26. – P. 184 – 226.

Kidder G. W. Studies on *Conchophthirus mytili* De Morgan. I. Morphology and division // Arch. Protistenk. – 1933. – **79**, 1. – P. 1 – 24.

Kozloff E. Studies on ciliates of the family Ancistrocomidae Chatton and Lwoff (Order Holotricha, suborder Thigmotricha). I. // Biol. Bull. – 1946a. – **90**, no. 1. – P. 1 – 7.

Kozloff E. Studies on ciliates of the family Ancistrocomidae Chatton and Lwoff (Order Holotricha, suborder Thigmotricha). II. // Biol. Bull. – 1946b. – **90**, no. 3. – P. 200 – 212.

Kozloff E. Studies on ciliates of the family Ancistrocomidae Chatton and Lwoff (Order Holotricha, suborder Thigmotricha). III. // Biol. Bull. – 1946c. – **91**, no. 2. – P. 189 – 199.

Lauckner G. Diseases of Mollusca: Bivalvia / Diseases of marine animals. – Edit. O. Kinne. – II. – Biol. Anst. Helgoland, Hamburg, FRG, 1983. – P. 477 – 879.

Leander B. S., Clopton R. E., Keeling P. J. Phylogeny of gregarines (Apicomplexa) as inferred from small-subunit rDNA and β -tubulin // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2003. – **53**. – P. 345 – 354.

Le Roux F., Audemard C., Barnaud A., Berthe F. DNA probes as potential tools for the detection of *Marteilia refringens* // Mar. Biotechnol. – 1999. – **1**, 6. – P. 588 – 597.

Le Roux F., Lorenzo G., Peyret P., Audemard C. et al. Molecular evidence for the existence of two species of *Marteilia* in Europe // J. Euk. Microbiol. – 2001. – **48**, no. 4. – P. 449 – 454.

Levine N. D. *Perkinsus* gen. n. and other new taxa in the protozoan phylum Apicomplexa // J. Parasitol. – 1978. – **64**. – P. 549.

Longshaw M., Feist S. W., Matthews R. A., Figueras A. Ultrastructural characterization of *Marteilia* species (Paramyxia) from *Ostrea edulis*, *Mytilus*

edulis and *Mytilus galloprovincialis* in Europe // Dis. aquat. Org. – 2001. – **44**. – P. 137 – 142.

Lowery C. J., Nugent P., Moore J. E. et al. PCR-IMS detection and molecular typing of *Cryptosporidium parvum* recovered from a recreational river source and an associated mussel (*Mytilus edulis*) bed in Northern Ireland // Epidemiol. Infect. – 2001. – **127**, no. 3. – P. 545 – 553.

MacRae M., Hamilton C., Strachan N. J., Wright S., Ogden I. D. The detection of *Cryptosporidium parvum* and *Escherichia coli* O157 in UK bivalve shellfish // J. Microbiol. Methods. – 2005. – **60**, 3. – P. 395 – 401.

Madrazo-Garibay M., López-Ochoterena E. Protozoarios ciliados de México. XXX. // <http://biblioweb.dgsca.unam.mx/cienciasdelmar/instituto/1988-1/articulo283.html>

Manual of Diagnostic Tests for Aquatic Animals. – 2003. – http://www.oie.int/eng/normes/fmanual/A_00041.htm

Moret K., Couturier C., Parsons G. J., Williams K. Monitoring shellfish health in Newfoundland: A preventive approach // J. Shellfish Research. – 1999a. – **18**, no. 1. – P. 297 – 298.

Moret K., Williams K., Couturier C., Parsons G. J. Newfoundland cultured mussel (*Mytilus edulis*) industry 1997 health survey // Proc. Workshop on Mussel Production Capacity (part 2), held at Aquaculture Canada'98 (Sep 1999): Bull. Aquacult. Assoc. Can. – 1999b. – no.99-3. – P. 35 – 37.

Munday B. L., O'Donoghue P. J., Watts M., Rough K., Hawkesford T. Fatal encephalitis due to the scuticociliate *Uronema nigricans* in sea-caged, southern bluefin tuna *Thunnus maccoyii* // Dis. aquat. Org. – 1997. – **30**, 1. – P. 17 – 25.

Murrell A., Kleeman S. N., Barker S. C., Lester R. J. Synonymy of *Perkinsus olseni* Lester & Davis, 1981 and *Perkinsus atlanticus* Azevedo, 1989 and an update on the phylogenetic position of the genus *Perkinsus* // Bull. Eur. Ass. Fish Pathol. – 2002. – **22**, no. 4. – P. 258 – 265.

Myers P., Espinosa R., Parr C. S., Jones T., Hammond G. S., Dewey T. A. The Animal Diversity Web (online) // <http://animaldiversity.org>

Nesto N., Pozza S., Berton B., Nasci C., Da Ros L. Preliminary quantitative assessments of *Perkinsus* sp. (Haplosporidia, Apicomplexa) in natural populations of bivalves from Venice lagoon and north Adriatic Sea // Biol. Mar. Mediterr. – 1999. – **6**, no. 1. – P. 712 – 715.

Norén F., Moestrup Ø., Rehnstam-Holm A.-S. *Parvilucifera infectans* Norén et Moestrup gen. et sp. nov. (Perkinsozoa phylum nov.): a parasitic flagellate capable of killing toxic microalgae // Europ. J. Protistol. – 1999. – **35**, 3. – P. 233 – 254.

Pérez C. A., Villalba A., Beiras R., Labarta U. Absorption efficiency and condition of cultured mussels (*Mytilus edulis galloprovincialis* Linnaeus) of

Galicia (NW Spain) infected by parasites *Marteilia refringens* Grizel et al. and *Mytilicola intestinalis* Steuer // J. Shellfish Res. – 1997. – **16**, 1. – P. 77 – 82.

Pernas M., Novoa B., Berthe F., Tafalla C., Figueras A. Molecular methods for the diagnosis of *Marteilia refringens* // Bull. Europ. Ass. Fish Parasitol. – 2001. – **21**, no. 5. – P. 200 – 208.

Pernas M., Novoa B., Tafalla C., Figueras A. Efficiency of different monoclonal antibodies in immunological assays developed for the detection of *Marteilia* sp. isolated from 12 *Mytilus galloprovincialis* // Bull. Europ. Ass. Fish Parasitol. – 2000. – **20**, no. 5. – P. 193 – 198.

Pichot Y., Comps M., Tigé G., Grisel H., Rabouin M.-A. Recherches sur *Bonamia ostreae* gen. n., sp. n., parasite nouveau de l'huître plate *Ostrea edulis* L. // Rev. Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit. – 1980. – **43**. – P. 131 – 140.

Quayle D. B. A preliminary report on the possibilities of mussel culture in British Columbia // Tech. Rep. Fish. Mar. Sci., Canada. – 1978. – **815**. – 37 p.

Quennesfield A. Bidrag till sveriges Infusorie fauna // Act. Univ. lund. Sect. II. – 1867. – **4**. – P. 1 – 47.

Raabe Z. Über einige an den Kiemen von *Mytilus edulis* L. und *Macoma balthica* (L.) parasitierende Ciliaten-Arten // Ann. Mus. zool. Polon. – 1934. – **10**. – P. 289.

Raabe Z. Weitere Untersuchungen an parasitischen Ciliaten aus dem polnischen Teil der Ostsee. II // Ann. Mus. zool. Polon. – 1938. – **13**. – P. 41.

Raabe Z. Remarks on protozoan parasitocenose of some representatives of genus *Mytilus* // Annal. Univ. M. Curie-Sklod, Lublin. C. – 1949. – **4**, 1. – P. 1 – 16.

Rayyan A., Fotis G., Zenetou A., Chintiroglou Ch. S. Parasitic organisms of the cultivated mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) in Thermaikos Gulf // 7th Hellenic Symp. on Oceanography and Fisheries, Chersonissos, Greece, 6 – 9 May 2003: Abstr. – 2003. – P. 229.

Reece K. S., Brown G. D., Hudson K. L., Apakupakul K. Inter- and intra-specific genetic variations among *Perkinsus* species: implications for species identification and development of molecular diagnostics // J. Shellfish Res. – 2001. – **20**. – P. 554 (Abstract).

Review of the state of world aquaculture. – FAO Fisheries Circular. No. 886, Rev.1. Rome, FAO. – 1997. – 163 p.

Robledo J. A. F., Boulo V., Mialhe E. et al. Monoclonal antibodies against sporangia and spores of *Marteilia* sp. (Protozoa: Ascetospora) // Dis. aquat. Org. – 1994a. – **18**, no. 3. – P. 211 – 216.

Robledo J. A. F., Figueras A. J. The effect of culture-site, depth, season, and stock source on the prevalence of *Marteilia refringens* in cultured mussels

(*Mytilus galloprovincialis* Lmk.) from Galicia (NW Spain) // J. Parasitol. – 1995. – **82**. – P. 354 – 363.

Robledo J. A. F., Santarim M. M., Figueras A. J. Parasite loads of rafted blue mussels (*Mytilus galloprovincialis*) in Spain with special reference to the copepod, *Mytilicola intestinalis* // Aquaculture. – 1994. – **127**. – P. 287 – 302.

Salchi-Ashtiani K., Antipa G. A. Ultrastructural variability in the locomotor cortex of the ciliated protozoa, *Mytilophilus pacifica* // J. Eucaryot. Microbiol. – 1997. – **44**, 5. – P. 471 – 479.

Siddall M. E., Reece K. S., Graves J. E., Burreson E. M. “Total evidence” refutes the inclusion of *Perkinsus* species in the phylum Apicomplexa // Parasitology. – 1997. – **115**, no. 2. – P. 165 – 176.

Sterud E., Poppe T., Bornø G. Intracellular infection with *Spironucleus barkhanus* (Diplomonadida: Hexamitidae) in farmed Arctic char *Salvelinus alpinus* // Dis. aquat. Org. – 2003. – **56**, no. 2. – P. 155 – 161.

Svardh L., Thulin J. The parasite fauna of natural and farmed *Mytilus edulis* from the west coast of Sweden, with special reference to *Renicola roscovita* // Medd. havsfiskelab. Lysekil. – 1985. – No. 312. – 17 p.

Tamburrini A., Pozio E. Long-term survival of *Cryptosporidium parvum* oocysts in seawater and in experimentally infected mussels (*Mytilus galloprovincialis*) // Int. J. Parasitol. – 1999. – **29**, no. 5. – P. 711 – 715.

Taylor R. L. *Haplosporidium tumefacientis* sp. n., the etiologic agent of a disease of the Californian sea mussel, *Mytilus californianus* Conrad // J. Invert. Pathol. – 1966. – **8**, no. 1. – P. 109 – 121.

Teia dos Santos A. M., Coimbra J. Growth and production of raft-cultured *Mytilus edulis* L., in Ria de Aveiro: gonad symbiotic infestations // Aquaculture. – 1995. – **132**. – P. 195 – 211.

Tiscar P. G., Chagot D., Tempesta M. et al. Presenza di *Marteilia* sp. in mitili (*Mytilus galloprovincialis*) cultivated in Apulia, Southern Italy // Bol. Soc. Ital. Patol. Ittica. – 1993. – **5**, no. 12. – P. 40 – 45.

Villalba A., Mourelle S. G., López C. et al. Marteiliasis affecting cultured mussels *Mytilus galloprovincialis* of Galicia (NW Spain). I. Etiology, phases of the infection, and temporal and spatial variability in prevalence // Dis. aquat. Org. – 1993a. – **16**, no. 1. – P. 61 – 72.

Villalba A., Mourelle S. G., Carballal M. J., López C. Effects of infection by the protistan parasite *Marteilia refringens* on the reproduction of cultured mussels *Mytilus galloprovincialis* in Galicia (NW Spain) // Dis. aquat. Org. – 1993b. – **17**, no. 3. – P. 205 – 221.

Villalba A., Mourelle S. G., Carballal M. J., López C. Symbionts and diseases of farmed mussels *Mytilus galloprovincialis* throughout the culture process in

the Rías of Galicia (NW Spain) // Dis. aquat. Org. – 1997. – **31**, no. 2. – P. 127 – 139.

Virvilis C., Angelidis P., Photis G. Presence of the parasite *Marteilia* sp. un the shellfish of the Thermaikos gulf in northern Greece // Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol. – 2003. – **23**, no. 4. – P. 157 – 162.

Zhu G., Keithly J. S., Philippe H. What is the phylogenetic position of *Cryptosporidium*? // Intern. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2000. – **50**. – P. 1673 – 1681.

Zrnčić S., Le Roux F., OraićD., Šoštarić B., Berthe F. C. J. First record of *Marteilia* sp. in mussels *Mytilus galloprovincialis* in Croatia // Dis. aquat. Org. – 2001. – **44**, no. 2. – P. 143 – 148.

Zrnčić S., OraićD., Šoštarić B. Martellosis in mussel (*Mytilus galloprovincialis*) as potential hazard in Croatian shellfish production //10th Ljudevit Jurak International Symposium on Comparative pathology (June 4 – 5th, 1999; Zagreb, Croatia). – 1999.

**ПЕРЕЧЕНЬ ПРОСТЕЙШИХ,
ЗАРЕГИСТРИРОВАННЫХ У МИДИЙ**

Mytilus californianus Conrad, 1837 – калифорнийская мидия

Haplosporidium tumefaciens – 39¹

Nematopsis legeri – 23

Mytilophulis pacifica – 72

M. edulis L., 1758 – обыкновенная, или голубая, или съедобная, мидия

Ancistrum mytili – 78

Anoplophrya mytili – 86

Ciliata sp. – 86

Crebricoma carinata – 61

Cryptosporidium parvum – 31

Gargarius gargarius – 66

Haplosporidium sp. – 40, 41

Nematopsis legeri – 23

Marteilia maurini – 55

Marteilia refringens – 47

Marteilia sp. – 56

Peniculistoma mytili – 74

Porosporidae gen. sp. – 22

Pseudoklossia semiluna – 35

Raabella helensis – 63

Rhynchodida-подобные инфузории – 68

M. galloprovincialis Lamarck, 1819 – средиземноморская мидия

Ancistrocoma sp. – 60

Ancistrum mytili – 78

Ancistrum sp. – 82

Crebricoma carinata – 61

¹ Здесь и далее – номер страницы с описанием данного вида.

Cryptosporidium parvum – 31
Gargarius gargarius – 66
Haplosporidium sp. – 40
Hexamita nelsoni – 18
Marteilia maurini – 55
Marteilia refringens – 47
Marteilia sp. – 56, 57
Minchinia sp. – 41
Nematopsis legeri – 23
Nematopsis sp. – 23
Peniculistoma mytili – 74
Perkinsus sp. – 45
Pseudoklossia semiluna – 35
Raabella helensis – 63
Rhynchodida-подобные инфузории – 68
Trichodina domerguei gobii – 84
Urceolariidae gen. sp. – 85
Uronema marinum – 70, 71

M. trossulus Gould, 1850 – тихоокеанская голубая мидия

Pseudoklossia semiluna – 39
Rhynchodida-подобные инфузории – 68

Наукове видання

Гаєвська А. В. Паразити, хвороби і шкідники мідій (*Mytilus*, *Mytilidae*). I. Найпростіші (Protozoa). – Севастополь: ЕКОСІ-Гідрофізика, 2006. – 101 с.

Монографія

(російською мовою)

Рецензенти - М. В. Юрахно, докт. біол. наук, професор
В. М. Іванов, канд. біол. наук

Друкується за постановою вченої ради
Інституту біології південних морів НАН України
(протокол № 9 від 11 червня 2006 р.)

Дизайн обкладинці та фото – *А. В. Гаєвської*

Підп. до друку 20.08.2006 Формат 60x84¹/₁₆ Бум. офсетна № 1 Друк офсетний
Друк. арк. 6.375 Обл.-вид. арк. 6.816 Зам. № 45 Наклад 300 прим.
Ціна договірна

НВЦ "ЕКОСІ-Гідрофізика", 99011 Севастополь, вул. Леніна, 28
Свідоцтво про державну реєстрацію № 914 Серія ДК від 16.02.02 р.

Национальная академия наук Украины
Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского

А. В. ГАЕВСКАЯ

**ПАРАЗИТЫ, БОЛЕЗНИ
И ВРЕДИТЕЛИ
МИДИЙ
(*MYTILUS*, MYTILIDAE).**

II. МОЛЛЮСКИ (MOLLUSCA)

СЕВАСТОПОЛЬ

2006

УДК 594.124:576.8 (26)

Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). II. Моллюски (*Mollusca*). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – 100 с.

Вторая монография из серии работ автора по паразитам, болезням и вредителям мидий Мирового океана посвящена моллюскам, как паразитирующим у мидий, так и питающимся ими, а также просто живущим в мидийных поселениях, но от этого в ряде случаев не менее опасных для них. Приведены сведения об их морфологии, биологии, распространении, хозяйственном значении, а также об их паразитах и болезнях. Особое внимание уделено значению этих моллюсков в мариккультуре мидий.

Для малакологов, паразитологов, биологов, экологов, специалистов в области культивирования моллюсков, а также студентов биологических факультетов.

Гасвська А. В. Паразити, хвороби і шкідники мідій (*Mytilus*, *Mytilidae*). II. Молюски (*Mollusca*). – Севастополь, ЕКОСИ-Гідрофізика, 2006. – 100 с.

Друга монографія із серії робіт автора з паразитів, хвороб і шкідників мідій Світового океану присвячена молюскам, що паразитують у мідій, або живляться ними, або просто живуть у мідійних поселеннях, але від цього не менш небезпечні для них. Приведено зведення про особливості їхньої морфології, біології, поширенні, господарському значенню, а також про їхніх паразитів і хвороби. Особлива увага приділена значенню цих молюсків у марикультурі мідій.

Для малакологів, паразитологів, біологів, екологів, фахівців в області культивування молюсків, а також студентів біологічних факультетів.

Gaevskaya A. V. Parasite, diseases and pests of mussels (*Mytilus*, *Mytilidae*). II. *Mollusca*. – Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2006. – 100 pp.

The second monograph from author's series on parasites, diseases and pests of the World Ocean mussels is devoted to *Mollusca* parasitizing mussels, feeding by them or living in the mussel beds but nevertheless dangerous for them. The data on their morphology, biology, distribution, economic significance, and their parasites and diseases are given. The special emphasis is given on the significance of these organisms in the mussel mariculture.

The book is aimed at specialists in the mussel mariculture, malacologists, parasitologists, ecologists, hydrobiologists and students of biological educational institutions.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
Глава 1	
Тип моллюсков – Mollusca (L., 1758) Cuvier, 1795	9
Класс брюхоногих моллюсков – Gastropoda Cuvier, 1797	10
Семейство Crepidulidae Fleming, 1822	12
Род <i>Crepidula</i> Lamarck, 1799	13
<i>Crepidula fornicata</i> (L., 1758) –	
атлантическое блюдечко-башмачок, крепидула	14
Семейство Muricidae da Costa, 1766	25
Род <i>Ocenebrellus</i> Jousseaume, 1880	27
<i>Ocenebrellus inornatus</i> (Récluz, 1851) –	
оцинебреллюс простой	27
Род <i>Rapana</i> Schumacher, 1817	30
<i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846) –	
рапана жилковатая	31
Род <i>Urosalpinx</i> Stimpson, 1865	44
<i>Urosalpinx cinerea</i> (Say, 1822) –	
устричный сверлильщик	44
Семейство Pyramidellidae J. E. Gray, 1840	54
Род <i>Boonea</i> Robertson, 1978	56
<i>Boonea isuturalis</i> (Say, 1822) –	
буenea двужелобковая	60
Род <i>Odostomia</i> Fleming, 1813	62
<i>Odostomia ambigua</i> Maton et Rackett, 1807 –	
одостома изменчивая	66
<i>Odostomia eulimoides</i> Hanley, 1844 –	
одостома сверхгладкая	67
<i>Odostomia pallida</i> (Montagu, 1803) –	
одостома бледная	67
<i>Odostomia scalaris</i> Mac Gillivray, 1843 –	
одостома ступенчатая	67
Класс двустворчатых моллюсков – Bivalvia L., 1758	71
Семейство Gastrochaenidae J. E. Gray, 1840	74
Род <i>Gastrochaena</i> Spengler, 1793	75
<i>Gastrochaena dubia</i> (Pennant, 1777) –	
гастрохена сомнительная	76

Семейство Petricolidae Deshayes, 1831.....	79
Род <i>Petricola</i> Lamarck, 1801	80
<i>Petricola lithophaga</i> (Retzius, 1786) – петрикола-камнеед	80
Семейство Pholadidae Lamarck, 1809.....	82
Род <i>Penitella</i> Valenciennes, 1846.....	84
<i>Penitella conradi</i> Valenciennes, 1846 – пенителла Конрада	85
Глава 2 или Заключение	87
Литература	90

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая монография является второй из запланированной автором серии работ по организмам различных систематических групп, встречающимся в сообществах мидий (*Mytilus*, Mytilidae) Мирового океана. В первую книгу вошла информация по простейшим, зарегистрированным у этих моллюсков (Гаевская, 2006). В ней сразу же было оговорено, что данная серия посвящена не только паразитам мидий и патологиям, вызываемым ими у этих моллюсков. Круг описываемых организмов гораздо шире и включает также комменсальные и свободноживущие организмы, которые обитают в естественных и/или искусственных поселениях мидий и при определённых условиях превращаются в их врагов. Как показывает содержание первой книги, таковых у этих моллюсков насчитывается довольно много (у 4 видов мидий в настоящее время известно 37 видов простейших, и эта цифра – далеко не окончательная). Тому примером и содержание данной книги, в которую включены материалы по двустворчатым и брюхоногим моллюскам, как паразитирующим у мидий, так и питающимся ими, а также просто живущим в мидийных поселениях, но от этого в ряде случаев не менее опасных для этих двустворок. Первые могут вызывать различные патологические отклонения у поражённых ими моллюсков и негативно влиять на их товарное качество, вторые резко снижать численность мидий, а третьи ухудшать условия среды их обитания до такой степени, что это приводит к гибели мидий. Сказанное в равной степени может относиться как к мидиям естественных поселений, так и к выращиваемым в хозяйствах моллюскам.

При изложении информации по отдельным видам паразитов и врагов мидий, в том числе и в этой книге, иногда приходилось сознательно ограничивать её объём, который мог бы занять не один десяток страниц. Думаю, что это – вполне резонно, т.к. многим из тех организмов, которые описываются в данной серии, включая и настоящую книгу, посвящены специальные монографии или же крупные обобщающие статьи, соответствующие ссылки на которые сделаны в тексте, а их список приводится в конце каждой книги. Цель

моей работы состояла, скорее, в том, чтобы обобщить и представить единым блоком, по возможности, всё, что известно по той или иной группе организмов, чьё существование так или иначе связано с мидиями, дабы отечественные специалисты могли иметь более или менее целостное представление по данному вопросу. При этом прежде всего учитывался факт отсутствия подобных обобщающих работ в отечественной науке.

Не вдаваясь в детальное описание причин, побудивших меня начать работу над данной серией, – они достаточно подробно изложены во введении к первой книге (Гаевская, 2006), – остановлюсь здесь на тех впечатлениях, которые возникли у меня в процессе работы над обеими книгами.

Первое и, пожалуй, самое главное, на что невольно обращаешь внимание при анализе мировой литературы по паразитологии и патологии мидий, это – сравнительно небольшая доля в ней публикаций отечественных авторов. Достаточно сказать, что среди цитируемых в первой книге источников (Гаевская, 2006), 80 % приходится на долю зарубежных авторов. И в Украине, и в России в последние годы насчитываются буквально единичные статьи, отражающие результаты паразитологических и санитарно-эпидемиологических исследований мидий естественных и искусственных поселений, хотя эти моллюски являются объектом исследования паразитологов и патологов в указанных странах, по меньшей мере, уже лет 50. Ещё в бывшем Советском Союзе в начале 50-х годов прошлого столетия были начаты регулярные гельминтологические исследования моллюсков, включая мидий; сначала на севере – на Белом и Баренцевом морях (Зеликман, 1954, 1966; Чубрик, 1952, 1966), а затем, в начале 60-х годов, и на юге – на Чёрном море (Долгих, 1963 – 1965 и т.д.). Что касается дальневосточных морей, то там подобные исследования в целом всегда носили эпизодический характер. Справедливости ради следует отметить, что перечисленные выше авторы исследовали только личинок трематод, для которых мидии служат первыми или вторыми промежуточными хозяевами. Изучение других групп паразитов, а также комменсалов, встречающихся у мидий, в частности простейших, губок, полихет, началось в Советском Союзе значительно позже, в середине 80-х годов, и было связано с предполагаемой организацией на северных и южных морях страны хозяйств по

выращиванию мидий. В эти же годы на Дальнем Востоке была опубликована небольшая брошюра А. В. Рыбакова (1986) по паразитам и комменсалам промысловых моллюсков, в том числе обыкновенной мидии, из залива Петра Великого, явно носившая характер предварительного обзора.

Однако уже в начале 90-х годов интенсивность таких работ резко упала. И хотя были опубликованы монография (Гаевская и др., 1990а) и справочник (Гаевская и др., 1990б) по паразитам, болезням и комменсалам черноморских мидий, они, скорее, подводили итоги предварительных исследований этих моллюсков на Чёрном море, чем ставили точку в них. В монографию (Гаевская и др., 1990а) вошли материалы двух кандидатских диссертационных работ – В. К. Мачкевского (1984) и Е. В. Холодковской (1989), а также статьи и тезисы сотрудников отдела экологической паразитологии Института биологии южных морей НАН Украины, опубликованные к тому времени в различных изданиях. Справочник (Гаевская и др., 1990б) был предназначен для практических работников рыбного хозяйства, перед которыми в тот период была поставлена задача развития марикультуры мидий на Чёрном море.

В последние годы публикации, содержащие *принципиально новую* информацию о паразитах, болезнях и комменсалах мидий Чёрного моря, практически отсутствуют, хотя, как показывает анализ соответствующей зарубежной литературы, мы ещё очень далеки от завершения этих исследований.

Небольшой экскурс в историю развития отечественных паразитологических и патологических исследований мидий сделан с определённой целью. Знакомство с многочисленными зарубежными публикациями, посвящёнными различным организмам, так или иначе связанным в своей жизни с мидиями, показывает, что данному вопросу в мировой науке уделяется очень серьёзное внимание, а количество опубликованных статей исчисляется сотнями, причём их число в последнее время неуклонно растёт. Это связано со многими причинами. Здесь и развитие во многих странах мира фермерского выращивания этих моллюсков, и возросший интерес к паразитологическим и санитарно-эпидемиологическим аспектам биотехнологии выращивания мидий, и наблюдающееся в последние десятилетия вселение, иногда случайное, а во многих случаях преднамеренное,

средиземноморской мидии в новые регионы Мирового океана. Немаловажную роль играет и применение в практике паразитологических исследований различных организмов, в том числе и мидий, новых методов, позволяющих «увидеть» то, что раньше было недоступно исследователям. Я имею в виду и методы электронной микроскопии, и молекулярно-генетические и генетико-биохимические методы, значительно расширившие круг вопросов, которые следует решать при паразитологическом и патологическом обследовании мидий, в том числе и при разработке биотехнологии культивирования этих моллюсков.

Надеюсь, что изложенное выше добавит аргументов в пользу необходимости написания обобщающих монографий по паразитам, комменсалам, болезням и вредителям мидий – и не только мидий – Мирового океана.

И, наконец, хочу объяснить, почему информация по данному вопросу не объединена в единый том, а разбита на отдельные книги. Основная причина состоит в том, что это была бы слишком объёмная монография. Как показала работа уже над первой книгой (101 стр.), а их предполагается выпустить не менее 7 – 8, общий объём серии составит страниц 600 – 700, а возможно, и более. По собственному опыту работы с подобными объёмными книгами, особенно если необходимо найти информацию, включая библиографию, по конкретной группе организмов, знаю, что это создаёт определённые трудности. Гораздо легче ориентироваться в соответствующей литературе, если она содержит материалы по какой-либо определённой группе организмов, заинтересовавшей исследователя, будь то вирусы или бактерии, простейшие или черви, ракообразные или же моллюски.

В заключение хочу поблагодарить администрацию Института биологии южных морей НАН Украины за предоставленную возможность выполнить настоящую работу, В. С. Муханова и Д. Я. Слипецкого за техническую помощь при сканировании отдельных иллюстраций для данной серии монографий, а также В. К. Мачкевского за информацию о регистрации одостом у мидий в Егорлыцком заливе Чёрного моря.

ГЛАВА 1

В первой книге, посвящённой простейшим, встречающимся у мидий Мирового океана (Гаевская, 2006), глава под номером «один» содержала краткую информацию о биологии, экологии, распространении и хозяйственном значении этих моллюсков. Поскольку возвращаться к этой теме не имеет смысла, глава под тем же номером, но уже в новой книге включает материал только по предмету нашего исследования, т.е. по моллюскам, которые тем или иным образом негативно влияют на мидий и/или их поселения.

ЦАРСТВО ЖИВОТНЫХ – ANIMALIA L., 1758

ТИП МОЛЛЮСКОВ –

MOLLUSCA (L., 1758) CUVIER, 1795

Своё название (*Mollusca*) эти животные получили от латинского *mollis*, что означает мягкий; по этой причине их ещё называют мягкотелыми. Это – двустороннесимметричные животные, однако в ряде групп моллюсков двусторонняя симметрия сильно изменена и сочетается с асимметричным расположением некоторых органов. Тело моллюсков состоит из трёх отделов – головы, мешковидного туловища и ноги. У двустворчатых моллюсков голова редуцирована. Нога – мышечный вырост брюшной стенки туловища – служит для передвижения животного. Возле основания туловища развита крупная кожная складка – мантия. Мантия выделяет раковину, которая погружена в неё лишь в месте роста и защищает мягкие части тела моллюска с внешней стороны. Раковина бывает цельной или состоящей из двух створок, или же имеет несколько пластинок. В состав раковины входят двууглекислый кальций и органическое вещество – конхиолин. У многих моллюсков раковина более или менее редуцирована. Между мантией и стенками туловища находится мантийная полость (лёгочная полость у моллюсков, органами дыхания которых служат лёгкие); в ней располагаются жабры, гипобранхиальные железы, органы чувств и сюда же открываются задняя кишка и выделительные органы.

тельная и половая системы. Большинство моллюсков раздельнополы, есть гермафродиты; развитие с метаморфозом.

Моллюски в основном водные животные; однако, некоторые виды приспособились к жизни в наземных условиях, а часть видов ведут паразитический образ жизни.

В составе типа насчитывают 7 (по другим данным, 6 или же 8) классов; в качестве паразитов и врагов мидий известны представители двух классов – брюхоногих (Gastropoda) и двустворчатых (Bivalvia) моллюсков.

КЛАСС БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ – GASTROPODA CUVIER, 1797

Асимметричные моллюски с чётким разделением тела на голову, ногу и внутренностный мешок, убранный внутрь цельной известковой раковины (см. рис. 1 – 18). Внутренностный мешок – мешковидное выпячивание на спине, внутри которого находится целый ряд органов, – и покрывающая его раковина спирально закручены в правую или (намного реже) левую сторону, при этом обороты спирали чаще всего лежат в разных плоскостях. Такая спираль носит название турбоспирали. Один оборот раковины составляет завиток. На раковине различают также вершину и устье – отверстие, из которого высываются голова и нога моллюска. Раковина отличается большим разнообразием формы и скульптуры: от конической до плоскостепальной и даже блюдцевидной, иногда раковина редуцирована. Это разнообразие определяется числом и формой оборотов спирали. Раковина соединена с телом при помощи мощного мускула, сокращение которого и втягивает моллюска внутрь неё. Нога – обычно крупная, уплощённая, иногда ярко окрашенная и наиболее заметная мягкая часть тела, представляет собой массивный мускулистый вырост, снабжённый плоской подошвой. Само передвижение гастропод осуществляется благодаря волнообразным сокращениям, пробегающим по подошве ноги. Голова более или менее обособлена и несёт 1 или 2 пары щупалец и пару глаз. С брюшной стороны головы располагается ротовое отверстие (у некоторых видов рот расположен на конце хоботка). Рот ведёт в ротовую полость, в которой находятся парная или непарная челюсть и типичный для большинства моллюсков орган – тёрка, или радула, уникальная, похожая на язык структура с

крошечными зубчиками. Строение радулы отличается большим разнообразием, что связано с особенностями питания тех или иных групп моллюсков. Радула служит для приёма и размельчения пищи и отправления её в кишечник. В ротовую полость открываются протоки парных слюнных желез, а у ряда гастропод – протоки и других желез, например, ядовитых или же выделяющих кислоту. От ротовой полости отходит тонкий пищевод, у некоторых гастропод он расширяется в объёмный зоб; последний переходит в желудок, в который открывается пищеварительная железа (так называемая «печень»). От желудка отходит кишка; у хищных моллюсков она более короткая, у растительноядных – более длинная. Кишка открывается внутри мантийной полости анальным отверстием. Органами дыхания служат жабры или лёгкие (у наземных форм). Кровеносная система незамкнутая: сердце состоит из одного желудочка и одного предсердия (у немногих форм предсердий два).

Гастроподы – раздельнополые животные или же гермафродиты, поэтому половая система у разных представителей имеет различное строение. Различаются у гастропод и способы нереста, а также онтогенез. Все наземные и пресноводные брюхоногие моллюски и часть морских представителей этого класса утратили стадию свободноплавающей личинки. Из яйца у них выходит маленький моллюск, который отличается от взрослых особей меньшими размерами, раковиной, имеющей один или два оборота, и неразвитой половой системой. В дальнейшем происходит рост тела моллюска и увеличение объёма его раковины за счёт постепенного приращения новых оборотов или же разрастания в ширину одного или двух последних оборотов. Второй путь более присущ видам, обладающим сильно развитой ногой и ведущим малоподвижный образ жизни; обычно они надолго прикрепляются к твёрдому субстрату [в их числе, например, представители рода *Haliotis* (морское ухо) или же *Patella* (морское блюдечко)]. Однако для жизненного цикла большинства морских гастропод характерно наличие свободноплавающей личинки, которая переносится течениями на большие расстояния, что, при попадании личинок в благоприятные для них условия, способствует расселению вида и освоению им новых акваторий. Продолжительность развития той или иной стадии у разных видов брюхоногих моллюсков неоди-

накова и различается даже в пределах одного и того же вида, но населяющего разные по географическому положению акватории.

Гастроподы – наиболее многочисленный класс типа моллюсков и включает почти 100 тыс. ископаемых и современных видов. Этим моллюсков можно обнаружить в прибрежной зоне, на значительных глубинах океанов и морей, в пресных водоёмах, а также на суше, в пещерах, вплоть до субальпийского пояса гор. Наземные формы гастропод обычно называют улитками (иногда улитками называют вообще всех брюхоногих моллюсков). Большинство гастропод растительноядные и детритоядные животные, имеются также хищники, трупоеды и небольшое число паразитов.

В качестве врагов мидий известны представители двух семейств гастропод – *Crepidulidae* и *Muricidae*, а паразитов – одного семейства *Pugamidellidae*.

Семейство *Crepidulidae* Fleming, 1822

В англоязычной литературе моллюски этого семейства получили название «slipper-shells», т.е. «раковины-башмачки», или просто «башмачки», «домашние тапочки». Такое название им дали из-за характерной формы их округлой или уплощённой раковины, снабжённой с брюшной стороны своеобразной полупергородкой (рис. 2с).

Живут крепидулиды на песчаных и гравийных грунтах, скалах, рифах, камнях, сваях, раковинах крабов и различных моллюсков. Их ареал охватывает тёплые и умеренно-тёплые воды Мирового океана. По способу питания крепидулиды – фильтраторы и питаются микропланктоном. В составе семейства 5 родов.

Типовой род – *Crepidula* Lamarck, 1799.

Именно представители типового рода привлекли наше внимание, поскольку один из них, в частности *C. fornicata* (L., 1758), как будет показано ниже, может иметь серьёзное значение в фермерских хозяйствах по культивированию мидий, устриц и других моллюсков. К тому же, этот вид в настоящее время широко распространяется вдоль берегов Европы, осваивая здесь всё новые акватории и, как считают исследователи, представляет серьёзную опасность для популяций местных моллюсков и даже донных рыб.

Род *Crepidula* Lamarck, 1799

Син.: *Crypta* Humphrey, 1797

Galerus Humphrey, 1797

Sandalium Schumacher, 1817

Dispotaea Say, 1824

Crepidatella Lesson, 1830 (в «Systema Naturae 2000» этот род оставлен валидным)

Ianacus Mörch, 1852

Ergaea H. & A. Adams, 1854

Garnotia Gray, 1857

Noicia Gray, 1868

Bostrycapulus Olsson et Harbison, 1953 (все синонимы приведены по: OBIS Indo-Pacific Molluscan Database)

Во 2-м томе «Жизни животных» (1988, с. 30) моллюски этого рода описаны под названием «крепидула», а также «морская сандалия». Авторы поясняют, что улитка названа «так за некоторое сходство её раковины с сандалией (если смотреть на раковину снизу)».

Средних размеров гастроподы (размеры раковины у разных видов колеблются от 20 – 30 до 50 – 60 мм). Раковина, как правило, овальная или удлинённо-овальная; скорее, тонкая, обычно уплощённая. Макушка очень низкая, с едва заметной спиральной закрученностью, направлена назад. Тонкая внутренняя перегородка на нижней поверхности закрывает половину или менее половины раковины и представляет собой плоский выступ, который прикрепляется по обеим сторонам раковины. Край выступа прямой или слегка вогнутый.

В составе рода насчитывают 7 видов (по другим данным, 14). Типовой вид – *Crepidula fornicata* (L., 1758).

Здесь необходимо сделать небольшое отступление, поскольку среди исследователей имеются определённые разногласия по поводу таксономического статуса данного рода, т. е. его положения в конкретном семействе. Одни авторы, и таковых большинство, рассматривают *Crepidula* в составе семейства Crepidulidae, а в нём в подсемействе Crepidulinae Fleming, 1822 (см., напр., Brands, 1989 – 2005). Другая группа малакологов относит этот род к семейству Calyptrae-

idae (см., напр., ITIS, OBIS), которому в цитируемой нами «Systema Naturae 2000» (Brands, 1989 – 2005) присвоен ранг подсемейства Calyptraeinae Blainville, 1824. И уже в ранге названного подсемейства его включили в состав семейства Crepidulidae.

В связи с этим, хочу ещё раз обратить внимание читателей, что в задачи данной серии работ по паразитам и врагам мидий не входила ревизия их таксономического статуса. Их систематика приводится, в основном, в соответствии с «Systema Naturae 2000» (Brands, 1989 – 2005), на что, при необходимости, делаются соответствующие ссылки. При создании цитируемой сводки её авторы учли практически все последние таксономические разработки по различным группам организмов – вирусам, бактериям, простейшим, грибам, животным и растениям, даже если они носят новаторский характер, что подтверждается соответствующими библиографическими ссылками. В то же время, в данной серии работ по паразитам и врагам мидий при описании отдельных видов, родов, семейств и даже классов организмов практически всегда приводится информация о существовании других мнений относительно их таксономического статуса, если таковые имеются (см. Гаевская. 2006). Это тем более важно, что в последние годы в таксономических исследованиях различных организмов широко используются молекулярно-генетические и генетико-биохимические методы, заставляющие по-новому взглянуть на систематику многих групп организмов.

Итак, оставим род *Crepidula* в обозначенном выше семействе – Crepidulidae.

***Crepidula fornicata* (L., 1758) –**

атлантическое блюдечко-башмачок, крепидула (рис. 1 – 4)

Син.: *Patella fornicata* Linné, 1758

Crepidula nautiloides auct. non Lesson, 1834

Crepidula maculata Rigacci, 1866

Crepidula mexicana Rigacci, 1866

Crepidula violacea Rigacci, 1866

Crepidula virginica Conrad, 1871

Crypta densata Conrad, 1871

Crypta nautarum Mörch, 1877

Crepidula roseae Petuch, 1991

В англоязычной литературе этого моллюска называют по-разному: «American slipper limpet», «Common Atlantic slippersnail», «Common Atlantic slipper limpet», «Slipper limpet», «Arched Slipper limpet». Перевести на русский язык эти словосочетания довольно трудно: slipper – домашний тапочек, башмачок; limpet – блюдечко (оба указывают на форму и строение раковины моллюска). Действительно, по своей форме, при взгляду на раковину снизу, она очень похожа на домашний тапочек (см. рис. 2, слева внизу). Употребление прилагательных «американский» или «атлантический» указывает на географическое происхождение этого вида моллюсков (первое из них обычно используют в европейских изданиях, второе – в работах, опубликованных в США). В одной из публикаций крепидуле дали даже такое название «Boat Shell» – «раковина-лодочка» (Murie, 1911), а в другой – «Common boat shell» – «обыкновенная раковина-лодочка». Для удобства изложения материала будем называть этого моллюска атлантическим блюдечком, или же крепидулой.

Историческая справка. Вид впервые описан как представитель рода *Patella* – *P. fornicata* Linné, 1758, но после обоснования рода *Crepidula* переведён в новый род. Практически все виды, перечисленные в синонимах у *C. fornicata*, известны в ископаемом состоянии.

Описание. Размеры раковины *C. fornicata* колеблются от 2.5 до 6 см, но обычно не превышают 5 см, её высота достигает 2.5 – 2.6 см. Средиземноморские формы несколько мельче атлантических.

Раковина умеренно-выпуклая, овальная, скорее тонкая; сильно редуцированная верхушка находится у заднего края, слегка заворота дextrально; края раковины тонкие и острые. Высота раковины сильно варьирует, изменяясь от сильно изогнутой и высокой до плоской и низкой. Замечено, что форма раковины атлантического блюдечка отчасти зависит от субстрата, на котором поселились моллюски. В случае прикрепления к мидиям или гребешкам, крепидулы приобретают похожую форму или становятся остроконечными. Наружная поверхность раковины гладкая или только с линиями роста. Окраска беловато-серая, бледно-багрянистая, жёлтая, розоватая или коричневатая, к основанию становится грязно-серой; часто от верхушки к краю раковины радиально идут коричневые пятна и линии.

Внутренняя окраска подобна наружной, но с отчётливыми багрянистыми пятнами; перегородка белая.



Рис. 1 Две особи *Crepidula fornicata* на раковине моллюска; район Флориды, США (из: <http://www.jaxshells.org/0560j1...>)

Устье крупное, широко овальное, даже, скорее, почкообразное. Крышечка отсутствует. Плоская внутренняя перегородка, защищающая внутренние органы моллюска, занимает заднюю треть или половину устья раковины, край перегородки синусоидальной формы.

Гонада моллюска представляет собой неправильный дольчатый орган, располагающийся вдоль кишечника и между долями пищеварительной железы. У функционирующих самцов она красновато-коричневого цвета, у самок – ярко жёлтая

Биология. Атлантическое блюдечко отличается своеобразным образом жизни; во всяком случае, ничего подобного у других гастропод не отмечено. Моллюски забираются один на другого, образуя изогнутые цепочки, состоящие из 5 – 7 – 10 особей (по некоторым данным, количество крепидул в такой цепочке может достигать до 12 и даже 15 экз.). Крупные особи располагаются у основания цепочки, а по направлению к её вершине размеры моллюсков заметно уменьшаются (см. рис. 2а). Кстати, кратковременные цепочки могут образовывать брюхоногие моллюски рода морских зайцев (*Aplysia* L., 1767 из семейства Aplysiidae Lamarck, 1809), но только на период спаривания. Обычно эти животные ведут активный образ жизни, обладают способностью плавать в течение довольно длительного времени, и только при спаривании могут образовывать цепочки из копулирующих особей, – до 12 моллюсков в цепочке, поочередно играю-

щих роль самца или самки. Что касается крепидулы, то образование цепочек из многих особей – это её образ жизни.

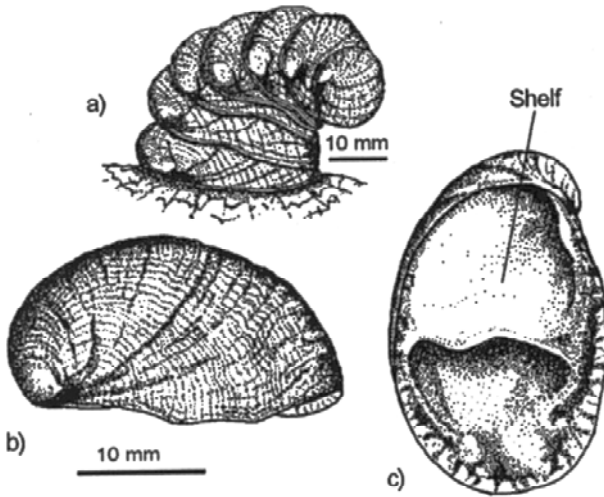
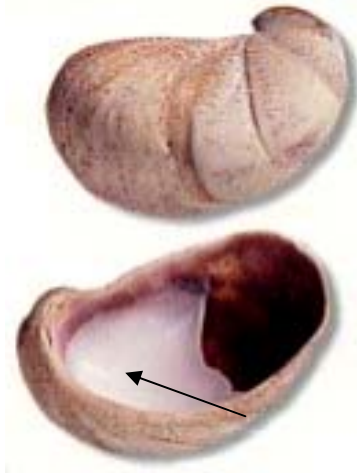


Рис. 2 *Crepidula fornicata*:

Вверху – а) цепочка из семи моллюсков на устрице; б) вид сверху; с) вид снизу (shelf – перегородка) (из: www.gollaschconsulting.de/download/Crepidula_1.pdf)



Слева – вид моллюска сверху и снизу со стороны перегородки (из: www.conchsoc.org/pages/2crepform.htm) (стрелкой указана перегородка)

Сформировав столь своеобразные поселения, крепидулы ведут сидячий образ жизни и фактически остаются на одном и том же

месте в течение всей жизни отдельной особи. Вместе с тем, именно образование таких цепочек позволяет им быстро и успешно осуществлять процесс оплодотворения и размножения. В немалой степени этому способствует также присущий крепидулам гермафродитизм, являющийся ещё одной примечательной особенностью описываемых моллюсков.

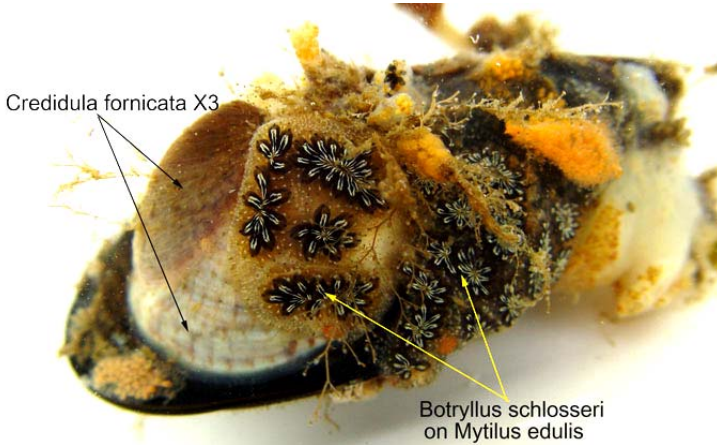


Рис. 3 Совместное поселение на обыкновенной мидии крепидулы *Crepidula fornicata* и оболочника *Botryllus schlosseri* (Pallas, 1766) (из: http://alpha2.bigelow.org/mitzi/animals_14.html)

Снизу цепочки находятся самые старшие экземпляры, самки, а на верхушке – более молодые, самцы, которые постепенно, по мере роста цепочки, превращаются в самок. У изолированных из цепочки самцов весь процесс трансформации в самку происходит в течение 61 дня, однако у самцов, находящихся в цепочке, этот процесс длится значительно большее время (Сое, 1938).

По мере гибели самок, располагающихся у самого основания цепочки, та постоянно обновляется за счёт оседания новых особей самцов на её верхушку. В среднем за год к цепочке добавляется один моллюск. Самцы оплодотворяют самок в пределах своей цепочки, причём одна самка обычно оплодотворяется несколькими самцами, занимающими любое положение в пресловутой цепочке.

Самки начинают откладывать яйца примерно через 10 месяцев после оседания (Nelson et al., 1993). Процесс откладки яиц может

длиться с февраля по октябрь, одна основная часть популяции (80 – 90 % самок) размножается в мае – июле. Большинство самок откладывают яйца дважды, в северной Европе – трижды в году. В кладке обычно по 40 – 70 тонких, жёлтого или кремоватого цвета капсул, содержащих яйца. В каждой капсуле находится в среднем 250 яиц диаметром 0.15 – 0.17 мм. Количество яиц, приходящихся на одну самку, варьирует от 5000 до 30000 и зависит от её местоположения в цепочке, т.е. от размеров (наиболее крупные и плодовитые самки находятся у основания цепочки). По другим данным, плодовитость самок может составлять 10000 – 100000 яиц (Rayment, 2005).

Яйца находятся внутри раковины самки, сразу же впереди ноги, и остаются там до момента вылупления из них личинок. Инкубационный период длится 3 – 4 недели (рис. 4). Вылупившиеся свободноплавающие личинки имеют раковинку длиной в среднем 0.26 мм при ширине 0.19 и высоте 0.17 мм (Conklin, 1897).

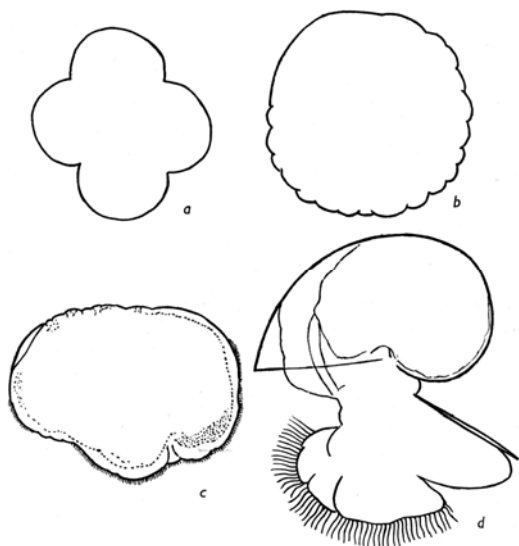


Рис. 4 Стадии эмбрионального развития *Crepidula fornicata*: а – стадия 1 (1 – 8-клеточная стадия, обычно оранжевого или интенсивно жёлтого цвета); б – стадия 2 (8-клеточная стадия в конце гаструляции, в основном жёлтого или кремового цвета); с – стадия 3 (превелигер, у которого стадия гаструляции завершена; эмбрион отделяется более чётко, чем на предыдущей стадии); д – стадия 5 (поздний

велигер; раковинка хорошо сформирована) (из: Chipperfield, 1951)

В течение 15 – 35 дней личинки ведут планктонный образ жизни, что способствует их переносу на довольно большие расстояния – более 10 км. Кстати, столь длительный период свободного плавания личинок обеспечивает возможность попадания атлантического блюдечка в новые для него регионы вместе с балластными водами судов.

После соответствующего метаморфоза личинки опускаются на дно и сразу же начинают искать подходящий субстрат для прикрепления, предпочитая камни, раковины моллюсков или же звенья из особей своего же вида. Найдя соответствующее место, ювенильные крепидулы способны медленно наползать на него для прикрепления и последующего роста. В том случае, когда личинки оседают на субстрат поодиночке, то они вскоре становятся самцами, быстро проходя стадию трансформации на противоположный пол. Этот процесс ускоряется, когда на осевшего моллюска садится другая особь, этим самым как бы стимулируя превращение самца в самку. Процесс метаморфоза личинок и скорость последующего превращения самцов в самок ускоряет также недостаток пищи (Pechenik et al., 1996). Скорость роста моллюска достигает 0.04 – 1.11 мм в сутки. К 4 – 5 годам моллюски достигают длины 50 мм.

Живут крепидулы в приливной зоне и в сублиторали на песчаных и гравийных грунтах, прикрепляясь к камням, скалам, волноломам, карапаксу крабов, раковинам моллюсков, в том числе обыкновенной мидии и устрицы. Встречаются эти моллюски также на металлических, пластиковых и других конструкциях. Населяют в основном глубины до 10 – 15 м и никогда не встречаются глубже 30¹ м (Barnes et al., 1973). После сильного шторма на пляже оказываются тысячи выброшенных на берег моллюсков, поэтому атлантическое блюдечко предпочитает защищённые от волнового воздействия участки побережья. Крепидулу, прикрепившуюся к скале, оторвать от субстрата, не повредив при этом её раковину, очень трудно. Вполне вероятно, что именно это обстоятельство – плотное прикрепление к субстрату – обеспечивает данному виду возможность «путешествия» на днище судов или же с перевозимыми устрицами, мидиями и дру-

¹ В западной Атлантике у берегов Канады и США живых особей *C. fornicata* нашли на глубинах от 0 до 49 м (см.: data.acnatsci.org/wasp/wasp.php...).

гими моллюсками в новые для него акватории. Благополучному исходу подобных «путешествий» в немалой степени способствует приущая этим моллюскам высокая экологическая толерантность, выработавшаяся в процессе жизни в приливной зоне, подверженной постоянным резким колебаниям температуры и солёности.

Благодаря уникальному способу размножения и отсутствию естественных врагов, крепидулы образуют столь плотные поселения, что практически закрывают морское дно и могут привести к образованию плотного биогенного субстрата, вызывая гибель донных животных, в том числе устриц и мидий. Подсчитано, что в одном из заливов атлантического побережья Франции (Marennes-Oleron Bay) максимальное количество крепидул достигало 4770 экз./м², а биомасса составляла 354 г сухого веса/м² (De Montaudouin, Sauriau, 1999).

Заиление субстрата, вызываемое, в основном, псевдофекалиями моллюска, приводит к тому, что возникают условия, неблагоприятные для оседания личинок такого ценного промыслового объекта как устрицы, что также негативно сказывается на численности их популяций (Barnes et al., 1973). Объёмы псевдофекалий и фекалий могут быть столь велики, что собственно субстрата, на котором поселились крепидулы, не видно и создаётся впечатление, будто эти гастроподы живут на илистом грунте.

Кроме того, поскольку крепидула, подобно многим моллюскам, является активным фильтратором и питается, фильтруя воду через жабры, то она может выступать их конкурентом за пищу, и, как правило, оказывается победителем в этой борьбе. В частности, недавно выяснили, что спектр питания *C. fornicata* и обыкновенной мидии (*Mytilus edulis*) очень сходен (Riera et al., 2002). В лабораторных условиях было установлено, что одна особь атлантического блюдечка в пересчёте на 1 г сырого веса тела за сутки потребляет 5×10^8 клеток диатомовой водоросли *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin (цит. по Rayment, 2005).

Распространение. *C. fornicata* родом из северо-западной Атлантики; здесь она встречается вдоль берегов Америки от Канады до Мексиканского залива. Вместе с устричным материалом, а возможно, и с балластными водами, этого моллюска когда-то завезли на тихоокеанское побережье США, и в настоящее время он распространён

вдоль тихоокеанских берегов Северной и Южной Америки от Калифорнии на севере до берегов Чили на юге.

В Европе *C. fornicata* впервые была обнаружена в Ливерпульском заливе (Англия) в 1872 г., но та популяция со временем погибла, а в конце 80-х годов 19-го столетия моллюск появился в других регионах Европы.

Появление моллюска в южной части Северного моря связывают с завозом сюда в начале 20-го столетия американской устрицы (*Crassostrea virginica*). В те годы здесь произошло драматическое уменьшение численности естественных популяций местной устрицы (*Ostrea edulis*), вызванное их чрезмерной эксплуатацией. Для компенсации этих потерь было принято решение завезти сюда устриц из других регионов мира, начав эту операцию с завоза американской устрицы. Условия нового региона оказались неподходящими для культивирования данного вида, и он исчез вскоре после его интродукции (Diederich et al., 2003). Однако, прикрепившиеся к раковинам переселяемых устриц крепидулы, попав в новые для них условия, вместо исчезнувшего, родного для них субстрата – раковин американской устрицы, быстро освоили новый биотоп – поселения обыкновенной мидии (*Mytilus edulis*). Помимо устрицы, другим «перевозчиком» этих гастропод оказался американский моллюск *Mercenaria mercenaria* (L., 1758) (Minchin et al., 1995).

Высокая экологическая пластичность атлантического блюдечка способствовала освоению им в дальнейшем и других биотопов и районов, причём происходило это не только на личиночной стадии с балластными водами судов, но и взрослыми особями, прикрепившимися к корпусу судов, карапаксу мигрирующих ракообразных, а также с посадочным материалом устриц, крабов.

Многовариантные способы появления *C. fornicata* в новых районах подтверждаются недавними исследованиями французских учёных (Dupont et al., 2003). Они выяснили, что *C. fornicata*, обитающая у атлантических берегов Франции, происходит от нескольких генетически различных, хотя и слабо дифференцируемых, популяционных источников. В настоящее время этот моллюск сформировал здесь устойчивые популяции, генетически и демографически развивающиеся тем же путём, что и в нативном ареале, т. е. на своей родине.

Уже сейчас известно, что *C. fornicata* обитает вдоль берегов Европы от Дании и Швеции до Испании. Её регистрируют у юго-западных, южных и юго-восточных берегов Великобритании, у берегов Ирландии (найдена в районе Белфаста), южной (побережье Скагеррака) и юго-западной Норвегии, южной Швеции, в водах Дании, Голландии, у атлантического побережья Франции (здесь она появилась в 1940-х годах) и Испании (Blanchard, 1999; Dupont et al., 2003; Minchin et al., 1995; Orton, 1912, 1950 и др.). Популяция крепидулы в северной Франции в последние годы оценивается в миллион тонн. Основным фактором, препятствующим распространению этих моллюсков вдоль скандинавских и британских берегов дальше на север, являются низкие зимние температуры.

В Средиземном море *C. fornicata* впервые обнаружили в 1957 г. на мидийных поселениях в районе Тулона. Встречается она здесь пока относительно редко, в основном в лагунах, где развито морское фермерство, от Франции (устье Роны) на западе до Италии, Мальты и Греции (Сароникский залив) на востоке (Clanzig, 1989; Zibrowius, 1992 и др.). В последний из указанных районов крепидула, вероятнее всего, была завезена кораблями, поскольку на ближайших к этому заливу участках устричные хозяйства в настоящее время отсутствуют (<http://www.ciesm.org/atlas/CrepidulForni.html>).

В Чёрном море *C. fornicata* не известна, но ожидать здесь её появления вполне реально, учитывая как биологические и экологические особенности этого моллюска, так и антропогенный фактор, способствующий его появлению в новых регионах.

Хозяйственное значение. *C. fornicata* рассматривают как серьёзного врага промысловых моллюсков, в связи с чем изучению его биологии, экологии, распространения и хозяйственного значения уделяется самое пристальное внимание во многих странах мира, и, прежде всего, в тех, где этот моллюск оказался нежелательным вселенцем.

Как уже отмечено выше, необычайно высокая плодовитость *C. fornicata*, чему в немалой степени способствуют своеобразный образ жизни, гермафродитизм и высокая плодовитость этих гастропод,

а также практически полное отсутствие естественных врагов², приводят к образованию ими многочисленных, очень плотных поселений. Эти поселения сплошным ковром покрывают донных обитателей, в том числе и устриц, и мидий. Негативно влияют на обитателей донных сообществ и мощные биоотложения, сопутствующие поселениям атлантического блюдечка. Однако замечено, что в местах массового скопления крепидул на них, в свою очередь, могут оседать личинки устриц, а благодаря так называемому «рифовому эффекту» («reef effect») увеличивается локальное биоразнообразие.

Помимо пространственной конкуренции с другими двустворками, в том числе с мидиями, *C. fornicata* может выступать также их пищевым конкурентом, поскольку спектр их питания может быть очень сходен. В результате из-за наступившей гипоксии и недостатка или отсутствия пищи донные животные отстают в росте, слабеют и даже гибнут. Замечено, что в местах массового развития атлантического блюдечка в целом резко уменьшается биологическое разнообразие бентосных сообществ. Однако, как только что было отмечено, некоторые исследователи утверждают, что в отдельных биотопах высокая численность крепидулы способствует увеличению биоразнообразия.

Появление этого моллюска у атлантических берегов Европы и его массовое развитие оказались негативными даже для местных донных рыб. В Бискайском заливе, например, плотность популяции годовиков чёрной солеи *Solea solea* (L., 1758) была значительно ниже на тех участках, где были обнаружены многочисленные поселения этого вселенца (Le Pape et al., 2004).

В экспериментальных условиях было установлено, что рост раковины у особей обыкновенной мидии (руководящего вида в прибрежных биоценозах северной Европы), на которых поселилась *C. fornicata*, был в 3 – 5 раз ниже, в сравнении с незаселёнными моллюсками. Степень выживаемости таких моллюсков уменьшалась в 4 – 8 раз, что было равнозначно 28 % (в одном эксперименте) и 30 % (в другом) (Thieltges, 2005). При этом цитируемый автор подчёркивает, что, несмотря на негативные последствия заселения мидий крепиду-

² Известны случаи нападения на крепидул устричного сверлильщика *Urosalpinx cinerea* (см. рис. 14) (Hancock, 1954).

лами, ему не удалось выявить трофической конкуренции у данных видов моллюсков. Напомню, что имеется информация (Riera et al., 2002) о сходстве пищевого спектра атлантического блюдечка и обыкновенной мидии.

Паразиты и болезни. Единственный паразит, зарегистрированный у *C. fornicata*, информацию о котором удалось найти в литературе, – это пирамиделлидная гастропода *Boonea seminuda* (Adams, 1839), отмеченная исследователями почти на каждой крепидуле, обследованной в районе Вудс Хола (атлантическое побережье США) (Robertson, 1957). Эксперименты подтвердили, что данный вид буней в качестве объекта питания отдаёт предпочтение атлантическому блюдечку, хотя отмечается и на других моллюсках. Описание представителей рода *Boonea* и особенностей проявления у них хозяйинной специфичности см. далее (стр. 56 – 60).

Помимо того, в одной из публикаций сообщалось, что при исследовании атлантического блюдечка на его заражённость личинками трематод в районе Род-Айленда (Rhode Island) и Массачусетса (Massachusetts) (атлантическое побережье США) ни один из 136 экз. *C. fornicata* не был заражён (Pechemik et al., 2001). В то же время обследованные в этом районе одновременно с крепидулой два других вида гастропод оказались заражены несколькими видами трематод – *Littorina littorea* L., 1758 (вскрыто 112 экз.) – на 4 %, а *Ilyanassa obsoleta* (Say, 1822) (84 экз.) – на 28 %.

Семейство Muricidae da Costa, 1776

Одно из самых крупных по числу видов (по разным оценкам, их насчитывается от 700 до 1370) семейство морских гастропод, обитатели тропических, субтропических и умеренно-тёплых вод Мирового океана и его морей. Большинство мурицид обладают удивительно красивой раковиной, вследствие чего этих моллюсков активно добывают во многих странах мира, часто с самыми негативными последствиями для их местных популяций. Раковина грушевидная, яйцевидно-коническая или веретеновидная, со сложной скульптурой, состоящей из многочисленных различного рода бугров, выростов, шипов. Нижний край устья вытянут в длинный сифональный вырост, иногда составляющий половину или даже большую часть высоты раковины, а у некоторых представителей рода мурексов, например,

Murex troscheli Lischke, 1868, даже превышающий её. Большинство имеют радулу, приспособленную для сверления раковин и дробления мышечной ткани моллюсков, которыми питаются эти гастроподы. Центральная пластинка радулы снабжена тремя – пятью зубцами. Краевые зубы треугольные, заострённые, без зубчиков. Характерной чертой мурицид является способность среднего отдела гипобранхиальной железы выделять красящее вещество – пурпур. Кстати, именно эта особенность послужила основанием для названия этих моллюсков на русском языке – пурпурные улитки (Жизнь животных, 1988, с. 40). В англоязычной литературе их чаще называют «drills», т.е. сверлильщики, а также «rock shells», «murex shells» или же «murex and rock shells».

Практически все мурициды – активные хищники, хотя среди них и наблюдаются определённые различия в способе добывания пищи. Очень часто они нападают на устриц, мидий, мий, гребешков и других промысловых моллюсков. При сверлении сначала выделяется секрет, размягчающий раковину моллюска-жертвы, а затем уже происходит сам процесс сверления. Гипобранхиальная железа выделяет нейротоксическую слизь, – ядовитое вещество (энтероамин), парализующее жертву. Встречаются среди мурицид и трупоеды.

Типовой род – *Murex* L., 1758.

В составе семейства Muricidae выделяют 7 подсемейств (10 – в «Systema Naturae 2000»), в основу деления которых положены особенности строения их радулы. Некоторые из этих подсемейств, например, Thaidinae Jousseaume, 1888, ранее рассматривались в ранге самостоятельных семейств.

Среди мурицид имеются три примечательных рода – *Ocinebrellus* Jousseaume, 1880, *Rapana* Schumacher, 1817 и *Urosalpinx* Stimpson, 1865. Материал по ним включён в данную монографию из-за того вреда, который отдельные представители названных родов могут нанести, и фактически наносят, мидийным и устричным поселениям, а также другим промысловым моллюскам. Безусловно, питаются мидиями не только мурициды, но и другие хищные гастроподы, например, конусы (*Conus* L., 1758) из семейства конид (Conidae Rafinesque, 1815), но они не приводят к столь серьёзным негативным и даже катастрофическим последствиям. В этой связи ещё на одно обстоятельство следует обратить внимание: те мурициды, о которых

пойдёт речь, становятся активными врагами мидий и устриц, в основном, в новых для них акваториях, куда они попадают абсолютно случайно и где успешно акклиматизируются. Процесс освоения этими видами новых районов Мирового океана в последние годы приобрёл глобальный характер.

Род *Ocenebrellus* Jousseaume, 1880

В составе семейства мурицид данный род входит в подсемейство *Ocenebrinae* Cossmann, 1903. В некоторых публикациях данному роду придан статус подрода у *Pteropurpura* Jousseaume, 1880. Род *Ocenebrellus* включает 5 видов, один из которых – *Ocenebrellus inornatus* (Récluz, 1851), чья родина находится в северо-западной Пацифике, в настоящее время значительно расширил границы своего ареала в результате хозяйственной деятельности человека. Поселяясь на устричных и мидийных банках и уничтожая этих моллюсков, хищник наносит им серьёзный урон.

***Ocenebrellus inornatus* (Récluz, 1851) – оцинебреллюс простой (рис. 5)**

Син.: *Murex inornatus* Récluz, 1851
Murex crassus A. Adams, 1853
Murex japonicus Dunker, 1860
Murex talienwhanensis Crosse, 1862
Ceratostoma endermonis E. A. Smith, 1875
Ocenebra lumaria Kaicher, 1978
Ocenebra inornatum (Récluz, 1851)

В англоязычной литературе вид называют «oyster drill», «Asian oyster drill» или «Japanese oyster drill» – устричный сверлильщик, азиатский устричный сверлильщик или японский устричный сверлильщик. Если же перевести на русский язык видовое латинское название этой гастроподы, то моллюска можно называть оцинебреллюс простой (*in-ornatus* – простой, неукрашенный). Это тем более удобно, что далее в тексте будет описываться ещё один устричный сверлильщик – *Urosalpinx cinerea* (Say, 1822).

Историческая справка. Вид описан первоначально под названием *Murex inornatus* Récluz, 1851. В настоящее время род *Murex*

L., 1758 – типовой в семействе Muricidae. Существуют определённые разногласия по поводу родового статуса данного вида моллюсков. В одних источниках, и таковых большинство, он отнесён к роду *Ocenebrellus*, в других – к роду *Ocenebra* Gray, 1847 под видовым названием *O. inornatum* (Récluz, 1851). Вместе с тем, относительно недавно было показано, что *Ocenebrellus inornatus* отличается от *Ocenebra erinacea* (L., 1758), т.е. представителя рода, к которому пытаются отнести данный вид, на генетическом уровне (Garcia-Meunier et al., 2002).

Описание. Некрупные моллюски, – одни из самых мелких мурицид. Длина раковины не более 2.5 – 3.5 см. Раковины крепкая, с 6 завитками, последний оборот очень крупный, вздутый. Обороты раковины уступчатые. Верхушка остроконечная. Каждый завиток имеет слегка заострённые вертикальные складки, пересекающиеся тонкими спиральными складками. Окраска желтоватая, желтовато-коричневая, с поперечными коричнево-красноватыми штрихами. Устье овальное. Сифональный вырост широкий, умеренной длины.



Рис. 5 *Ocenebrellus inornatus*, атлантическое побережье Франции (из: <http://www.specimenshells.de/bilder/murex/inornatus>)

Биология. Биология этого вида и в нативном ареале, и в местах его интродукции до недавнего времени была изучена слабо. И только в последние годы изучению этого хищника стали уделять

большее внимание, в связи с той потенциальной опасностью, которую он представляет для аквакультуры устриц и мидий в местах своего появления (Garcia-Meunier et al., 2001, 2002, 2003).

Известно, что *O. inornatus* характеризуется прямым развитием. Из отложенных самкой яиц, которые находятся в капсулах, выходят крошечные ползающие личинки. Таким образом, трудно предположить, что расселение этой гастроподы происходит с балластными водами судов.

Распространение. *O. inornatus* родом из северо-западной Пацифики; здесь он встречается от берегов Сахалина и Курильских о-вов до Японии, и от северного Китая до Кореи и Тайваня. В 20-е годы прошлого столетия его случайно завезли на тихоокеанское побережье Северной Америки вместе с устрицами (Carlton, 1992). Сначала его зарегистрировали у побережья штата Вашингтон (1924 г.), затем у Британской Колумбии (1931 г.), Орегона (1930 – 1934 гг.) и, наконец, в водах Калифорнии (1941 г.). В 90-е годы моллюск оказался на атлантическом побережье Европы – впервые его обнаружили здесь в 1995 г. на устричных поселениях на юго-западе Франции. С тех пор его регулярно отмечают в этом районе. Предполагают, что во Францию попало большое количество особей *O. inornatus* из одного или нескольких источников, причём одним из них была американская популяция гастроподы (Martel et al., 2003). Более того, попавший на берега Франции вселенец активно вытесняет живущего в приливной зоне местного хищника – *Ocenebra erinacea*, который был здесь основным врагом, способным представлять реальную опасность для культивируемых устриц. В настоящее время *O. inornatus* проник с континента в воды Британских о-вов и успешно осваивает новый район.

Моллюск обитает на небольших глубинах в приливной и сублитеральной зоне.

Хозяйственное значение. Появление *O. inornatus* в водах Европы вызывает беспокойство у многих исследователей, которые полагают, что новый вселенец может вызвать уменьшение численности культивируемых видов, т.е. устрицы и обыкновенной мидии, а также литоральных рыб (Garcia-Meunier et al., 2001, 2002, 2003).

В данном случае уместно привести информацию о численности оцинебреллюса простого на Дальнем Востоке. Сейчас она здесь

настолько уменьшилась, что вид включили в «Перечень объектов растительного и животного мира, занесённых в Красную Книгу Приморского края» в статусе вида, численность которого неуклонно сокращается (http://www.fegi.ru/ecology/zv_nature/red_book.htm).

Паразиты и болезни. Данными о паразитах и болезнях *Ocinebrellus inornatus* мы не располагаем.

Род *Rapana* Schumacher, 1817³

Довольно крупные моллюски. Раковина толстостенная, с хорошо выраженной спиральной и осевой скульптурой. Обороты раковины уступчатые, часто снабжены шипами. Завиток относительно невысокий, конический. Последний оборот раковины очень крупный и вздутый. Устье широкое, часто овальное. Окраска внутренней поверхности устья и столбика варьирует от почти белой до ярко-оранжевой. Этот признак используется в видовой систематике гастропод данного рода. Сифональный канал широкий, сифональный вырост умеренной длины. Пупок открытый или щелевидный, иногда почти закрытый. Нога мощная, хорошо развитая. Крышечка крупная, роговая, с концентрическими линиями нарастания и ядром, смещённым к наружному краю. Центральная пластинка радулы снабжена тремя зубцами, причём средний зубец выдаётся более сильно. Краевые пластинки с одним коническим зубом.

Моллюски данного рода входят в подсемейство *Rapaninae* Gray, 1853. Внешне они очень похожи на представителей подсемейства *Thaidinae*, и в частности на род *Drupa* Röding, 1798 (в «Systema Naturae 2000» род *Drupa* отнесён к подсемейству *Drupiinae*). Основное отличие между данными родами заключается в отсутствии у представителей рода *Rapana* зуба на наружном крае раковины.

Род *Rapana* немногочислен: по разным оценкам в нём 4 (5) видов и 1 подвид. Наиболее известен и, к тому же, наиболее изучен среди них один вид, – *R. venosa* (Valenciennes, 1846). Столь пристальное внимание к этому моллюску связано с тем, что в последние десятилетия наблюдается его широкая экспансия в различные регио-

³ Не следует отождествлять с другим родом гастропод, имеющим созвучное название – *Rapa* Röding, 1798 и входящим в состав семейства *Coralliophilidae* Chenu, 1859.

ны Мирового океана, во многом связанная с хозяйственной деятельностью человека, и в частности с судоходством. Учитывая хищный образ жизни рапаны, её появление в новых районах не может не иметь серьёзных негативных последствий, как для местной фауны моллюсков, так и для донных биоценозов в целом, о чём более подробно будет сказано далее.

***Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) –**

рапана жилковатая (рис. 6 – 10)

Син.: *Purpura venosa* Valenciennes, 1846

Rapana thomasiana Crosse, 1861⁴

Rapana thomasiana thomasiana Crosse, 1861

Rapana thomasiana pechiliensis Grabau et King, 1928

Rapana pontica Nordsieck, 1968⁵

Rapana bezoar (L., 1758) – под таким названием описывали *R. venosa* отдельные авторы (см., напр., Драпкин, 1963; Fischer-Piette, 1960 и некоторые другие)

В англоязычной литературе этого моллюска называют «Veined rapa whelk», которое дословно можно перевести как «испещрённый жилками хищный брюхоногий моллюск». В некоторых публикациях моллюска называют также по месту его происхождения «Asian rapa whelk», т.е. азиатский хищный брюхоногий моллюск. В Корею этот вид рапан известен как «purple shell» – пурпурная ракушка (Chung et al., 2002). Может быть, это название как-то связано с яркой окраской внутренней поверхности устья и столбика, но, скорее всего, потому, что пурпурными ракушками, или пурпурными улитками, иногда называют всех мурицид. У работников рыбодобывающей отрасли, к которой относится и промысел моллюсков, рапана получила название «seasnail» – морская улитка. В русскоязычной и украиноя-

⁴ Под таким названием ранее описывался вид рапаны, проникшей в Чёрное море. См., например, автореферат А. В. Долгих (1965), монографии В. Д. Чухчина (1970, 1984), «Определитель...» (1972), статью В. Н. Золотарёва (Zolotarev, 1996) и ряд других отечественных работ.

⁵ Хотя в большинстве публикаций данный вид отнесён к синонимам *Rapana venosa*, некоторые авторы продолжают рассматривать *R. pontica* самостоятельным видом.

зычной литературе моллюска обычно называют «рапана» (фактически это – русифицированное латинское название рода) или, что не является корректным, «рапан».

Историческая справка. Впервые моллюск был описан в 1846 г. под названием *Purpura venosa* Valenciennes, 1846. Спустя 15 лет появилось описание этого же моллюска из того же региона (воды Японии), но под другим названием – *Rapana thomasiana* Crosse, 1861 (рапана Томаса). В настоящее время практически все исследователи относят *R. thomasiana* и *R. thomasiana thomasiana* к синонимам *Rapana venosa*, хотя некоторые авторы продолжают употреблять *R. thomasiana*, как бы подчёркивая самостоятельность вида, описанного после *R. venosa*.

Описание. Довольно крупные моллюски. Самый крупный экземпляр, найденный на Тайване, достигал в длину 18.3 см, у атлантических берегов США – 16.5 см (Mann, Harding, 2000b), в северной части Адриатического моря – 13.67 см (Savini et al., 2004), в Чёрном море – 12.3 см (собственная находка в 1989 г. у берегов Тарханкута на глубине 10 м). Раковина короткая, массивная, спирально правозакрученная; последний оборот очень большой и занимает 5/6 высоты раковины. Скульптура раковины представлена сильно уплощёнными спиральными рёбрами, разделёнными узкими желобками. На последнем обороте три – четыре ребра отличаются более крупными размерами и степенью выступания; иногда они снабжены буграми, шипами или, реже, лопастями. Цвет раковины варьирует от серого до красно-коричневого, с тёмно-коричневыми штрихами на спиральных рёбрах. У большинства особей по всей раковине отчётливо выражены чёрные жилки; у некоторых моллюсков такие жилки имеются также по краю крышечки. Отсюда и латинское название моллюска – *Rapana venosa*, т.е. рапана жилковатая (от латинского *venosus* – венный, венозный), и его английское название – veined rapa whelk (см. выше). Очень характерной чертой этого вида, по сути, используемой в его диагностике, является интенсивная оранжевая окраска внутренней поверхности устья раковины и столбика.

Устье большое, овальное, слегка расширенное; на его внутренней поверхности обычно заметны следы наружной спиральной скульптуры и годовые линии роста. По наружному краю устья располагаются маленькие удлинённые зубчики. У более старых экзмп-



ляров на наружном крае может находиться несколько бугорков, или складок. Непохоже, чтобы это было как-то связано с половой зрелостью моллюсков, поскольку она может наступать и у некрупных особей. Столбик широкий и гладкий. Сифональный канал короткий.

Рис. 6 Внешний вид *Rapana venosa* из Чёрного моря



Рис. 7 Вид на верхушку раковины *Rapana venosa* (из: U.S. Geological Survey Archives, U.S. Geological Survey, www.forestryimages.org)

Висцеральный мешок, как и раковина, асимметрично закручен в правую сторону.

Последний оборот висцерального мешка окружён большой кожной складкой – мантией, прикрывающей мантийную полость, дно которой образовано стенками тела.

Нога крупная, очень мощная; её мускульных усилий вполне достаточно, чтобы хищник мог раздвигать створки двустворчатых моллюсков, мягкими тканями которых он питается.

Половая система рапаны характеризуется довольно сложной дифференциацией и приспособлена к внутреннему оплодотворению

и откладыванию самкой кожистых коконов. Гонада зрелых самцов светло- или тёмно-оранжевого цвета, занимает верхнюю часть висцерального мешка над пищеварительной железой. Яичник расположен там же и отличается от семенника жёлтым цветом.

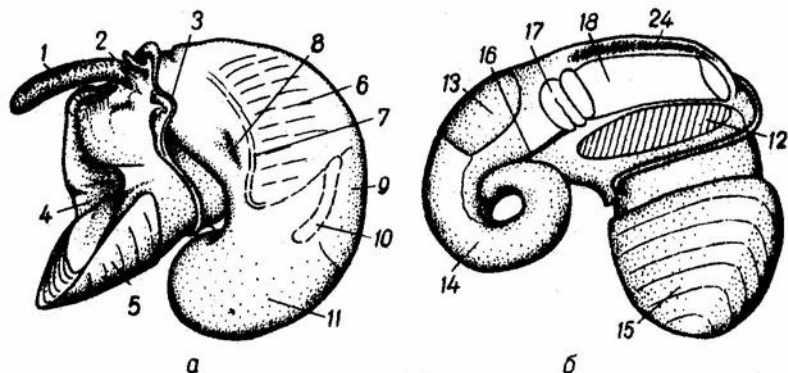


Рис. 8 Общий вид рапаны с удалённой раковиной (из: Чухчин, 1970): а – вид с правой стороны; б – вид с левой стороны; в – то же, самец: 1 – хобот; 2 – щупальца; 3 – сифон; 4 – нога; 5 – крышечка; 6 – ктенидий; 7 – жаберная вена; 8 – осфрадий; 9 – почка; 10 – нефридиальная железа; 11 – пищеварительная железа; 12 – колюмеллярный мускул; 13 – почка; 14 – яичник; 15 – крышечка; 16 – яйцевод;

17 – белковая железа; 18 – капсульная железа; 19 – семенник; 20 – семенной пузырёк; 21 – семяизвергательный проток; 22 – простата; 23 – копулятивный орган; 24 – гипобранхиальная железа.

Биология. Продолжительность жизни *Rapana venosa* может превышать 10 лет. По данным корейских исследователей (Chung et al., 2002), в нативном ареале у западных берегов Кореи рапана начинает размножаться, достигнув 7.1 – 8.0 см длины. Соотношение по-

лов при этом составляет 1 : 1, а одна самка продуцирует 179000 – 400000 яиц.

В Чёрном море рапана достигает половозрелости в возрасте 2 лет, длина моллюсков при этом составляет 3.5 – 7.8 см (в среднем 5.8 см). Период нереста растянут с июня до конца сентября, и достигает максимума в июле – августе (Чухчин, 1970, 1984). К концу нереста у черноморских рапан не происходит полного освобождения гонад от половых продуктов: они либо переходят в следующую стадию зрелости (IV), либо остаются на III стадии до следующего сезона размножения. Иногда летом, осенью и весной встречаются крупные половозрелые самки с пустыми гонадами, но это связано не с происходящими в них сезонными изменениями, а с голоданием моллюсков.

Яйца откладываются в удлинённые, стручковидные, плотные коконы с расширенной подошвой. Скопления коконов рапаны можно встретить на дне, сваях, скалах, камнях, водорослях, раковинах других моллюсков, в том числе и на самих рапанах. Внешне они напоминают небольшие коврики из жёлтого грубоворсистого покрытия (рис. 9). У основания кокон немного сужается, у вершины слегка изогнут. Высота коконов зависит от размера моллюска и колеблется от 6 мм до 3 см.



Рис. 9 Кладка *Rapana venosa* на водорослях
(из: thechesapeakebay.com/veined_rapa.shtml)

Количество яиц в одной капсуле колеблется от 200 до 1000, количество капсул в одной кладке – от 50 до 300. В среднем в одной

кладке насчитывается до 180 тыс. яиц, диаметр которых не превышает 0.5 мм. Яйца развиваются в яйцевой капсуле до стадии полного формирования личинки. Через месяц (по другим данным, через 12 – 17 дней) из кладки выходят свободноплавающие личинки – велигеры. В Чесапикском заливе этот процесс длится от 14 до 45 дней (Mann, Harding, 2000a).

Вышедшая из яйца личинка имеет светло-коричневую раковинку в $1\frac{1}{4}$ оборота и двулопастной велюм (velum), края которого покрыты ресничками. Она ведёт пелагический образ жизни, питается фитопланктоном и детритом. Отцеженные пищевые частички подносятся ко рту личинки ресничками бороздок, расположенных по краям велюма. За тот период, пока личинка ведёт пелагический образ жизни, число оборотов её раковинки увеличивается до $2\frac{1}{2}$, велюм становится четырёхлопастным; лопасти узкие, бесцветные. Размеры личинок достигают 0.9 мм. Предполагается, что планктонный период жизни может длиться довольно долго, до 14 – 20 дней, максимально до 80 дней. Это обстоятельство свидетельствует в пользу того, что рапана может переноситься с балластными водами судов на стадии планктонной личинки.

Осевшая личинка достигает 1 мм в длину. Раковина становится более толстой, на ней образуются продольные рёбра. Осевшая молодь переходит к хищному образу жизни, что обеспечивается развитием глотки и радулярного аппарата.

В первый год жизни *R. venosa* растёт очень быстро. Так, черноморские рапаны к концу первого года жизни достигают длины 20 – 40 мм, но после наступления половозрелости, – происходит это, как уже отмечено выше, на втором году жизни, – и утолщения раковины их рост замедляется. В итоге, по данным В. Д. Чухчина (1984), в Севастопольской бухте размеры двухлетних рапан достигают в среднем 64.6 мм, трёх-, четырёх- и пятилетних – 79.4, 87.5 и 92.1 мм соответственно. В Чесапикском заливе (атлантическое побережье США) при температуре 15 – 28°C моллюски растут примерно на миллиметр в неделю (Mann, Harding, 2000a) и за 4 месяца вырастают до 20 мм (Mann, Harding, 2000c). Темп роста рапаны пропорционален её обеспеченности пищей: с сокращением кормового ресурса он резко падает. Более того, одновременно со снижением темпа роста у моллюсков

происходит значительное уменьшение минимальных размеров половозрелых особей.

Рапана жилковатая – очень подвижный моллюск и встречается на твёрдых и мягких грунтах, а её основные скопления приурочены к глубинам 10 – 15 – 20 м. Как показали лабораторные исследования, в Чесапикском заливе рапана всё же предпочитает песчаное дно и почти полностью погружается в песок при температуре воды выше 20°C (Harding, Mann, 1999a). При этом над поверхностью дна выступают только отверстия сифонов. В Чёрном море рапана обитает в основном на песчано-ракушечных и ракушечных грунтах до глубины 30 м (Чухчин, 1984). По наблюдениям некоторых исследователей, рапаны, поселившиеся на плотных искусственных субстратах волнолома, имеют более массивную раковину и достигают более крупных размеров, в сравнении с особями, обитающими на песчаном грунте (Savini et al., 2004). Отличаются у таких моллюсков и цвет раковины, и состав эпифауны.

В ходе онтогенетического развития у рапаны изменяется способ нападения на добычу – двустворчатых моллюсков. Молодые рапаны питаются, просверливая маленькие отверстия у края раковины моллюска-жертвы и выедавая их мягкие ткани. Взрослые рапаны мускульными усилиями ноги раздвигают створки раковины моллюска и впрыскивают в мантийную полость секрет гипобранхиальной железы. Парализованная жертва ослабляет замыкательные мышцы, створки приоткрываются и двустворка становится доступной хищнику. Крупные рапаны, с длиной раковины более 101 мм, способны поедать в день 2.7 г ткани. Более мелкие моллюски, с длиной раковины 60 – 100 мм, при тех же температурных условиях поглощают в день пищу в объёме, составляющим в среднем 3.6 % от их собственного веса, что более чем в 4 раза превышает таковой более крупных особей (0.8 %) (Savini et al., 2001, 2002).

Изучая особенности питания рапаны в лабораторных условиях, исследователи (Harding, Mann, 1999b) установили, что из четырёх предложенных ей видов моллюсков (*Mercenaria mercenaria*, *Crassostrea virginica*, *Mya arenaria*, *Mytilus edulis*) она предпочитала мерценарию – *M. mercenaria*. Однако в отсутствии этой двустворки, питалась всеми остальными. В условиях Чёрного моря, когда рапанам давали одновременно мидий и устриц, то они явно предпочитали

первых. Сеголетки рапаны охотно поедали балянусов *Balanus improvisus* (подобная информация содержится в нескольких публикациях). Натурные наблюдения показали, что эти хищники нападают также на крабов и, просверлив отверстие в карапаксе, выедают его содержимое.

Характеризуя *R. venosa* по типу питания, можно сказать, что эти моллюски относятся к всеядным хищникам; к тому же, они могут питаться даже трупами животных. В. Д. Чухчин (1984) пишет, что рапаны, которых содержали в аквариумах, поедали как мясо мидий и устриц, так и мёртвых рыб и крабов.

Несколько слов следует сказать об экологических особенностях *Rapana venosa*. В результате экспериментальных исследований и полевых наблюдений установлено, что данный вид характеризуется высокой экологической пластичностью, в том числе и выраженной толерантностью к колебаниям солёности. Именно это обстоятельство во многом объясняет появление и широкое распространение *R. venosa* в водоёмах, чьи гидрохимические характеристики существенно отличаются от условий в морях её нативного ареала, т. е. в Японском или же Жёлтом морях.

Так, у берегов Америки, в частности в Чесапикском заливе и устье реки Джеймс (James River), взрослые особи этого вида встречаются при солёности от 18 до 28 ‰ (Mann, Harding, 2000b). Личинки толерантны к солёности 15 ‰ на всех стадиях развития, однако при понижении солёности до 7 ‰ их выживаемость значительно уменьшается (Mann, Harding, 2003). По наблюдениям В. Д. Чухчина (1984), нижняя граница для развития рапаны в Чёрном море лежит в пределах 12 ‰, а взрослые особи могут жить и развиваться при 9 ‰. Некоторые моллюски выживают и нормально двигаются даже при 6 ‰, но при этом они всё же прекращают питаться.

Что касается реакции рапаны на изменения температуры, то она выражается в сезонных изменениях поведения этих моллюсков. Летом они обычно держатся в прибрежье, на небольших глубинах, а с понижением температуры воды до 10°C мигрируют на большие глубины, видимо, избегая промерзания поверхностных вод. В любом случае, известно, что у берегов Кореи *R. venosa* толерантна к колебаниям температуры в довольно широком диапазоне – от 4 до 27°C (Chung et al., 1993).

Помимо того, установлено, что рапана устойчива также к таким неблагоприятным факторам среды как недостаток кислорода, который, по наблюдениям в эксперименте, она может переносить довольно длительное время (Чухчин, 1970), или же загрязнение. Что касается последнего утверждения, то оно достаточно спорное. По мнению некоторых исследователей, одной из причин отмечающегося в последние годы снижения численности рапаны в Приморье является возросшее загрязнение мелководных прибрежных участков.

Распространение. *R. venosa* в настоящее время относят к видам-космополитам, хотя её нативный ареал включает Японское, Жёлтое и Восточно-Китайское моря. В китайских водах *R. venosa* встречается вместе с двумя другими, близкими видами – *R. bezoar* (L., 1758) и *R. rapiformis* (Born, 1778). Первый из них отличается от *R. venosa* более чешуйчатой скульптурированностью раковины и белым цветом устья. По поводу морфологических отличий *R. rapiformis* от *R. venosa* см. далее, на стр. 40.

История расселения *R. venosa* по морям Мирового океана началась с Чёрного моря. В 1947 г. рапану впервые зарегистрировали в этом водоёме⁶, а в 1956 г. её нашли в Азовском море. К 1961 г., не встречая ни конкурентов, ни врагов (в Тихом океане рапаной питаются морские звёзды, которых в Чёрном море нет по причине его низкой солёности), *R. venosa* расселилась практически по всему Чёрному морю. Освоению рапаной этой акватории, особенно начальному этапу данного процесса, посвящено много публикаций. Ссылку на них можно найти в монографии В. Д. Чухчина (1970). В настоящее время данный вид гастропод является одной из наиболее обычных и массовых

⁶ По мнению А. Г. Эберзина (1951), момент вселения рапаны в Чёрное море, скорее всего, приходится на конец тридцатых годов 20-го столетия. Своё мнение автор подкрепляет следующими доводами. В 1950 г. на Гудаутской устричной банке были выловлены рапаны, возраст которых колебался в пределах 6 – 7 лет. Исходя из этого, время первого значительного распространения этого моллюска в данном районе, как полагает автор, приходится на 1943 – 1944 гг. Если же учесть, что развитие этих особей до половозрелой стадии также заняло определённый промежуток времени, то появление рапан в Чёрном море произошло несколькими годами раньше – в конце тридцатых годов.

форм прибрежных сообществ Чёрного моря, в том числе у его крымского побережья (Современное состояние ..., 2003).

В 1974 г. *R. venosa* впервые обнаружили в северной части Адриатического моря (Ghisotti, 1974), после чего её нашли в Венецианской лагуне (Cesari, Pellizato, 1985). В 1991 г. появляется информация об обнаружении этого хищника у берегов Словении и на севере Эгейского моря (Koutsoubas, Voultsiadou-Koukoura, 1991). В конце 90-х годов прошлого столетия моллюск был завезён на атлантическое побережье США. Здесь его впервые выловили в Чесапикском заливе в 1998 г. и с того времени ведутся регулярные наблюдения за состоянием популяции *R. venosa* в данном районе (см. Mann, Harding, 2003; Mann et al., 2002). Практически одновременно с регистрацией в североамериканских водах, рапану обнаружили в водах Аргентины и Уругвая (1999 г.), куда она была завезена, предположительно, с балластными водами, а двумя годами раньше её нашли на западе Франции (Pastorino et al., 2000; Mann et al., 2002). В июле и ноябре 2005 г. этот моллюск был обнаружен в водах Голландии, а в сентябре того же года – в южной части Северного моря, недалеко от устья Темзы (Nieweg et al., 2005). Предполагают, что на юг Северного моря рапана проникла из прибрежных вод Бретани (Франция) (Kerckhof et al., 2006). Таким образом, процесс успешного освоения *R. venosa* новых районов Мирового океана продолжается и в настоящее время.

Надо полагать, что именно устойчивость *R. venosa* к колебаниям солёности воды стала одним из основных факторов, благоприятствовавших освоению этим видом отличающихся по солёности акваторий. Известно, что солёность в центральной части Азовского моря и в северо-западной части Чёрного моря не превышает 10 – 12 ‰, на остальной акватории Чёрного моря – 15 – 18 ‰. Устьевая часть Чесапикского залива по солёности похожа на Чёрное море и, кстати, здесь у рапаны также нет естественных врагов. Для сравнения: у атлантического побережья Франции, в районе Бретани, где рапану впервые нашли в 1997 г., солёность достигает 33 – 34 ‰.

30 лет назад появилась информация (Barash, Danin, 1977) об обнаружении в Средиземном море у побережья Египта другого представителя данного рода – *Rapana rapiformis* (Born, 1778), однако более никем эта находка не была повторена. В этой связи следует заметить, что *R. venosa* и *R. rapiformis* внешне очень похожи, но первый вид от-

личается от второго более высокой верхушкой с выступом, скорее, чем с килем, и более тяжёлой раковиной, внутренняя поверхность устья которой имеет ярко оранжевую окраску. У молодых особей *R. venosa* отверстие внутри более чётко гофрированное, более коричневатое, с тёмными жилками вдоль бороздок.



Рис. 10 *Rapana rapiformis* (из: <http://www.jaxshells.org/1106aax.htm>)

Хозяйственное значение. Все исследователи единодушны в оценке *R. venosa* как активного врага не только мидий, но и всех промысловых моллюсков. Для подобного мнения, к сожалению, имеется множество веских оснований, начиная от резкого уменьшения численности и даже исчезновения ценных аборигенных видов двустворок и заканчивая изменениями структуры прибрежных сообществ (Гудимович, 1950; Драпкин, 1963; Чухчин, 1970; Эберзин, 1951; Harding, Mann, 1999a; Kerckhof et al., 2006; Nieweg et al., 2005; Zolotarev, 1996 и многие другие).

Практически во всех публикациях, в которых идёт речь о появлении рапаны в новом для неё районе, звучит тревога по поводу экологического, экономического и социального значения этого вселения (см., напр., Pastorino et al., 2000; Savini et al., 2002). Литература, посвящённая данной проблеме, очень обширна, и даже краткое изложение информации, содержащейся в ней, заняло бы не одну страницу. Замечу только, что те негативные последствия и потрясения, которые испытала экосистема Чёрного моря в результате появления здесь непрошенного вселенца в лице *R. venosa*, являются наглядной иллюстрацией возможных последствий подобных инвазий.

Предполагают, что в Чёрном море *R. venosa* появилась первоначально в районе кавказского побережья, где расположена Гудатская банка, славившаяся своими устрицами и мидиями. В конце ноября 1949 г. на этой банке выполняли контрольные драгирования и неожиданно получили ошеломляющие результаты: драги приносили до 95 % пустых створок (из них 15 % составляли створки свежеедыенных устриц), 1 % приходился на долю живых устриц, а 4 % – на долю рапаны (Гудимович, 1950). Цитируемый автор сообщает, что пустые створки мидий и устриц покрывали дно банки толстым слоем.

Несмотря на то, что с момента первой регистрации моллюска в Чёрном море прошло более 50 лет, этот классический, ставший практически хрестоматийным пример негативных последствий появления рапаны в новом районе часто приводится в отечественных и зарубежных публикациях, особенно тех, которые касаются проблемы видов-вселенцев.

В последние годы популяция рапаны в Чёрном море значительно сократилась. Тому несколько причин, среди которых не только сокращение её естественного кормового ресурса, но и усиленный вылов этих гастропод в различных причерноморских странах. В частности, в Турции *R. venosa* является одним из основных моллюсков, идущих на экспорт (Alpbaz, Temelli, 1997). В 1999 г. в водах Болгарии было добыто 3800 т рапаны, общая стоимость этой продукции составила около 972 тыс. евро (Fisheries Sector..., 2005). В Украине также функционирует несколько предприятий, занимающихся активным промыслом данного моллюска, например, «ЮТЕК», «Микон-Крым» или же «Электа Украина». Широко развит и любительский лов рапаны, особенно в курортных местах. Замечу, что в странах Юго-Восточной Азии различные виды рапан издавна добывают на пищевые цели. Численность рапаны жилковатой на Дальнем Востоке сейчас настолько уменьшилась, что её включили в «Перечень объектов растительного и животного мира, занесённых в Красную Книгу Приморского края» в статусе вида, численность которого неуклонно сокращается (http://www.fegi.ru/ecology/zv_nature/red_book.htm).

Каких-либо мер борьбы с рапаной, в случае её появления в новых водоёмах, наверное, невозможно предложить. Известно, что в США, например, вскоре после обнаружения в Чесапикском заливе этого моллюска ввели плату за пойманную живую рапану в размере

5 долл., а за погибшего моллюска или пустую раковину – 2 долл. (<http://www.vims.edu/mollusc/research/rapaw/mervbounty.html>). Скорее всего, в данном случае преследовалась цель установить с помощью добровольных ловцов численность и границы распространения *R. venosa* в заливе, т.е. оценить истинные масштабы этого вселения. Сохранился ли до настоящего времени данный метод поощрения ловцов рапан – неизвестно. В Болгарии в 2001 г. было принято решение о защите мидийных поселений от нападения рапан при помощи драгирования, т.е. усиленного сбора этих моллюсков драгой (Fisheries Sector..., 2005). На мой взгляд, это не лучший вариант решения данной проблемы, т.к. применение драги может нанести ощутимый урон донным сообществам.

Паразиты и болезни. Рапана довольно устойчива к паразитарным инвазиям, что, без сомнения, также способствует её быстрой и успешной натурализации в новых водоёмах. В 60-х годах, теперь уже прошлого, 20-го столетия, мною было обследовано 235 экз. *R. venosa* (описана под названием *R. thomasi*), выловленных в Чёрном море, в основном, в районе Севастополя (Долгих, 1965). Исследования выполнялись в рамках диссертационной работы, направленной на изучение личинок трематод у черноморских моллюсков, обитающих у берегов Крыма. Таковых у рапаны обнаружить не удалось. Однако уже тогда мною наблюдались случаи поражения её раковины сверлящей губкой *Cliona vastifica* (Hancock, 1849), причём иногда ею было заселено до 30 – 40 % площади раковины.

В 1995 г. специалисты ЮгНИРО (Керчь, Украина), обследуя распределение рапаны вдоль крымского побережья Чёрного моря от м. Такиль на востоке до м. Тарханкут на западе, заметили, что заселённость этого моллюска губкой зависит от характера грунта (Золотарёв и др., 1996). Максимальное поражение наблюдалось у моллюсков со скального грунта (25 %), минимальное – на песках (1.5 %). Рапаны, обитающие на илисто-песчаных грунтах, были заселены клионой на 6.5 %. Длина раковины обследованных моллюсков составляла 31 – 112 мм.

И, наконец, нельзя не упомянуть об одной публикации, в которой сообщается об обнаружении в мягких тканях *R. venosa* из эстуария реки Никон (Nikon River) (префектура Хиросима, Япония) паралитических токсинов PSP (Paralytic Shellfish Poisoning) (Ito et al.,

2004). Исследователи выяснили, что эти токсины попали в хищную рапану с пищевыми объектами, а те, в свою очередь, получили их при питании фитопланктоном, в частности *Alexandrium tamarense* Lebour.

Род *Urosalpinx* Stimpson, 1865

Это – второй род из семейства Muricidae, информация о котором включена в данную монографию. Род входит в подсемейство Osenebrinae, представители которого характеризуются вариабельностью формы раковины, удлинённым устьем и закрытым передним каналом. Как уже сообщалось ранее, далее речь пойдёт об одном из наиболее распространённых видов этого рода, а именно, *Urosalpinx cinerea* (Say, 1822), который в настоящее время представляет серьёзную угрозу для мидийных и устричных поселений не только в водах Северной Америки, но и у берегов Европы.

***Urosalpinx cinerea* (Say, 1822) –**

устричный сверлильщик (рис. 11 – 14)

Син.: *Fusus cinereus* Say, 1822

В англоязычной литературе моллюска называют по-разному: «Atlantic oyster drill» – атлантический устричный сверлильщик, «Eastern oyster drill» – восточный устричный сверлильщик. В статьях, опубликованных в европейских изданиях, помимо выше перечисленных названий *U. cinerea*, встречаются следующие: «American whelk-tingle, American tingle, American drill, borer». Скорее всего, их проще перевести как «американский сверлильщик», т.к. авторы явно имеют в виду происхождение моллюска, появившегося у берегов Европы. В «Жизни животных» (1988, с. 41) моллюск назван «устричное сверло». В одной из публикаций встретилось даже «thick-lipped oyster drill» – толстогубый устричный сверлильщик. Однако обычно так называют другого представителя устричных сверлильщиков – *Eupleura caudata* (Say, 1822). Оба вида очень похожи внешне, но второй из них характеризуется более длинным передним каналом с меньшим устьем. Довольно часто *U. cinerea* называют просто «oyster

drill» – устричный сверлильщик. Остановимся на этом названии и мы.

Историческая справка. Впервые *Urosalpinx cinerea* (Say, 1822) описан как представитель рода *Fusus* – *F. cinereus* Say, 1822 на материале, собранном в одном из эстуариев восточного побережья США. В настоящее время род *Fusus* входит в состав семейства Colubrariidae Dall, 1909.

Описание. Некрупные моллюски, при этом самки всегда крупнее самцов. В большинстве районов атлантического побережья США средняя высота раковины *U. cinerea* только слегка превышает 2.5 см. Самые крупные самки в Чесапикском заливе достигают 3.3 см, а самцы – 2.9 см, но наиболее обычны размеры от 2.1 до 2.5 см (Federighi, 1931). На тихоокеанском побережье моллюски вырастают до 3.0 – 3.5 см. В водах Великобритании размеры самок *U. cinerea* доходят до 4.3 см (обычно не более 3.9 см), а самцов – до



3.9 см (как правило, до 3.65 см). Вместе с тем, если крупные самки – довольно обычное явление, то самцы крупнее 3.5 см всё-таки встречаются редко (Cole, 1942).

Рис. 11 *Urosalpinx cinerea*
(из:

http://gallery.cs.umb.edu/gallery/album 08/064_Urosalpinx_cinerea)

Раковина устричного сверлильщика овальная, шишковидная, крепкая, с тонким острым краем, обычно с пятью завитками, характеризующимися округлыми выступами. Каждый завиток имеет 9 – 12 низких округлых вертикальных складок, которые пересекаются примерно 15 рядами более тонких спиральных складок. Цвет раковины чаще всего жёлтый, иногда с коричневыми штрихами, но может быть

оранжевый (особенно у мелких особей), серый, желтовато-белый или белый.

Устье удлинённо-овальное, белое, желтоватое или коричневатое внутри. Сифональный канал открытый и короткий. Внутри устья на его наружной губе располагается от 2 до 6 мелких зубчиков. Тёмная, оранжевого или жёлто-коричневого цвета рогоподобная крышечка защищает моллюска в тех случаях, когда он полностью втягивает голову внутрь раковины.

Примечательной особенностью *U. cinerea* является наличие у этих моллюсков радулы, – уникального, похожего на язык образования, снабжённого тремя рядами роговых зубов (рис. 12). Левый и правый ряды зубов крючковатые, а зубы среднего ряда снабжены тремя острыми зубцами. По мере износа зубы радулы постоянно обновляются.



Рис. 12 Радула *Urosalpinx cinerea*
(из:
[http://nighthawk.tricity.wsu.edu/museum/ArcherdShellCollection /
Gastropoda...](http://nighthawk.tricity.wsu.edu/museum/ArcherdShellCollection/Gastropoda...))

Биология⁷. Принято считать, что продолжительность жизни *U. cinerea* – до 10 лет. Однако

⁷ В поисках литературы, посвящённой *Urosalpinx cinerea*, я обнаружила опубликованную более 60 лет назад статью Х. Коула (Cole, 1942), по моему мнению, не потерявшую своего значения и по сей день. Статья содержит подробные сведения о распространении сверлильщика вдоль берегов Англии, о динамике его роста, питании, размножении, соотношении полов, паразитах, а также об экономическом значении этого моллюска и мерах борьбы с ним.

известны находки и более старших по возрасту особей. Х. Коул (Cole, 1942) пишет, что однажды в устье реки Блэкуотер (Blackwater) (юго-восток Англии) им была выловлена самка устричного сверлильщика длиной 4.3 см, возраст которой, по его мнению, составлял около 14 лет, а возраст найденного здесь же самца длиной 3.9 см – около 13 лет.

Размножаться моллюски начинают в возрасте 2 лет, при этом самки достигают, по меньшей мере, 16 мм длины. Период размножения приурочен к весенне-летнему сезону. Отложенные яйца заключены в округлые, по форме похожие на вазочку, прозрачные кожистые капсулы высотой около 0.5 см (рис. 13).



Рис. 13 Кладка яиц *Urosalpinx cinerea* (из: Cohen, 2005)

Каждая самка откладывает по 20 – 40 (в среднем 25 – 28) капсул, в каждой капсуле по 1 – 29 жёлтых яиц. Капсулы прикрепляются тонкими отростками к скалам, сваям, створкам моллюсков или рифам. Через 6 – 8 недель (продолжительность периода инкубации зависит от температуры воды) из яиц выходят крошечные ползающие личинки. Подсчитано, что в водах Англии из капсул, отложенных одной самкой, выходит не менее 300 молодых сверлильщиков (Cole, 1942).

К концу первого лета жизни самки достигают длины 1.2 см, самцы – несколько меньше, до 1.0 см. Через год, к следующему лету размеры самцов и самок составляют соответственно 2.0 и 1.0 – 1.8 см. В дальнейшем темп роста моллюсков уменьшается, и, начиная с трёхлетнего возраста, они вырастают за год в среднем на 0.2 см (Cole, 1942).

Питаются устричные сверлильщики двумя способами. Они или размягчают раковину жертвы выделяемым кислым секретом, а затем используют свою радулу для её сверления, или же просверливают круглое отверстие в твёрдой раковине моллюска длинным зубчатым образованием, которое выступает изо рта наподобие напильника, затем вводят в отверстие хоботок и питаются мягкими тканями. Столь своеобразный способ питания, а также то обстоятельство, что этого моллюска находили в основном на устричных поселениях, и послужило основанием для его названия – устричный сверлильщик.

Спектр питания *U. cinerea* довольно широк. И хотя его основной пищей служат различные виды двустворчатых моллюсков, в том числе устрицы, мидии, кардииды (рис. 14), жертвами этого хищника могут быть также брюхоногие моллюски, в том числе описанная выше крепидула, морские жёлуди, крабы и другие животные, имеющие твёрдую раковину. Сверлильщики способны нападать даже на таких подвижных моллюсков, как морские гребешки.

Пищевой спектр устричного сверлильщика во многом зависит от условий его обитания и состава фауны беспозвоночных животных в конкретном районе. Исследователи отмечают, что в северо-западной Атлантике предпочтительной пищей этого хищника являются доминирующие здесь мидии, а в водах Англии – устрицы⁸ и баянусы (морские жёлуди). В приливной зоне восточной части залива Сан-Франциско (США) наиболее обычная пища *U. cinerea* – морские жёлуди (особенно *Balanus glandula* Darwin, 1854, достигающий в высоту 1.5 см), а также азиатский, как или его ещё называют, амурский клэм *Corbula amurensis* (Schrenck, 1861), который частично зарывается в донные осадки. Иногда хищник просверливает плотную раковину манильского, или японского короткошеого клэма *Venerupis philippinarum* (A. Adams et Reeve, 1850), размеры которого доходят до 6 см. Молодые особи сверлильщика питаются мелкими баянусами и гастроподами, а также инкрустированными мшанками.

⁸ Подсчитано, что в водах Англии каждая особь *U. cinerea* съедает за год 40 устриц размерами 5 – 40 мм (Hancock, 1954). В водах северной Каролины один устричный сверлильщик за сезон способен уничтожить от 30 до 200 устриц, в зависимости от их размеров (цит. по Cole, 1942). Один и тот же моллюск способен напасть подряд на 5 молодых устриц.

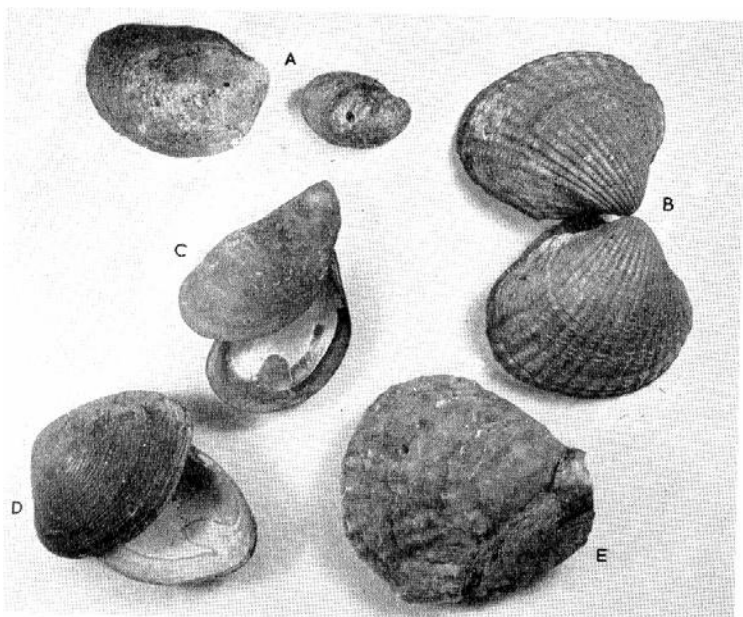


Рис. 14 Моллюски, просверленные и съеденные *Urosalpinx cinerea*:
 А – *Crepidula fornicata*; В – *Cerastoderma* (= *Cardium*) *edule*;
 С – *Mytilus edulis*; D – *Paphia aurea*; E – *Ostrea edulis* (из: Hancock, 1954)

Живут устричные сверлильщики в прибрежной зоне от уровня прилива до глубины 15 м. Наиболее обычны они на скалах и устричных, а в их отсутствии, мидийных банках, где активно ползают в поисках пищи. Скорость передвижения хищника зависит от температуры воды: наиболее подвижны моллюски при 13 – 23°C, в этих условиях они преодолевают за одну минуту 1.17 – 1.75 см. При 23 – 25°C у них наблюдаются только слабые движения, которые прекращаются по мере дальнейшего повышения температуры. Сверлильщик,двигающийся в одном направлении, за 48 ч способен преодолеть 43.2 м (по другим данным, 45.72 м, что, впрочем, почти одно и то же) (Cole, 1942).

Температурный фактор выступает также регулятором пищевой активности *U. cinerea*: моллюски начинают питаться при повышении температуры свыше 14 – 15°C и прекращают этот процесс при

её понижении ниже 11°C, хотя их активность резко падает уже при 13°C. Интересные данные были получены Д. Хэнксом (Hanks, 1957), который изучал скорость поедания устричным сверлильщиком обыкновенной мидии и атлантической устрицы в условиях контролируемой температуры воды. Для опыта были взяты сверлильщики длиной 20 – 30 мм (табл. 1).

Таблица 1 Питание *U. cinerea* размерами 20 – 30 мм на мидиях в условиях контролируемой температуры воды (из: Hanks, 1957)

Температура, °С	10.0		15.0		20.0		25.0		30.0	
Лоток	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Количество сверлильщиков	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20
Период питания (дни)	34	34	57	57	57	57	44	44	44	44
Количество съеденных мидий	1	4	39	32	88	73	101	109	89	105
Количество мидий, съедаемых в неделю	0.01	0.04	0.24	0.20	0.54	0.45	0.80	0.87	0.71	0.82

Судя по материалам табл. 1, наблюдения цитируемого автора показали, что оптимальная температура питания *U. cinerea* мидиями находится около 25°C. При 10°C в течение 34-дневного эксперимента мидиями питались только некоторые из находящихся в опыте сверлильщиков, а при 15°C каждый сверлильщик съедал примерно одну мидию за 5 недель.

U. cinerea довольно устойчив к изменениям солёности и может выживать при её понижении до 13 – 15 ‰. Этим объясняется его широкое распространение в приустьевых участках и эстуариях морского побережья. Например, в Англии эту гастроподу впервые обнаружили на устричных поселениях устья реки Блэкуотер (Blackwater) графства Эссекс (юго-восточное побережье Англии) (цит. по Hancock, 1954). В дальнейшем моллюск освоил нижние участки и других рек этого региона.

Численность *U. cinerea* может быть очень высока. В одной из статей Д. Хэнкока (Hancock, 1954) приведены почерпнутые из других публикаций сведения, очень наглядно иллюстрирующие данный факт. Так, с одного камня как-то собрали 2000 экз. *U. cinerea*, а за 9 ч специального драгирования этого моллюска было собрано более 19 тыс. особей сверлильщика. Этот же автор сообщает об исследованиях Мистакидиса (Mistakidis, 1951), который в 1948 г. на одном квадратном метре одного из участков реки Кроуч (Crouch) (Англия) встречал максимум 6 сверлильщиков и в среднем 2 – 3 устрицы. Спустя 4 года, в 1952 г., численность устриц на этом участке увеличилась в 6 раз, главным образом в результате охраны их поселений, соответственно увеличилась и численность хищника – до 11 экз./м².

Таким образом, основным фактором, регулирующим численность сверлильщиков, скорее всего, является их обеспеченность пищей. В то же время, относительно недавно было установлено, что на численность *U. cinerea* самое негативное влияние может оказать загрязнение среды. Так, популяция этого хищника на юго-восточном побережье Англии, исключительно высокая до 1970-х годов, в конце 80-х годов фактически пришла в упадок (Gibbs et al., 1991). Причиной этого стало загрязнение морской воды трибутилтином, выделяемым противообратательными красками. В течение четырёх сезонов (1987 – 1990 гг.) у обследованных моллюсков не наблюдалось даже признаков нереста, а все исследованные самки оказались стерильными или же очень старыми и поэтому также были бесплодными.

Распространение. Родиной *U. cinerea* являются атлантические воды Северной Америки; здесь этот вид обитает вдоль берегов Канады и США от зал. Святого Лаврентия на севере до Багамских о-вов и Флориды на юге. Более 100 лет назад моллюск попал на тихоокеанское побережье Северной Америки [сообщение о находке *U. cinerea* в заливе Сан-Франциско появилось в 1890 г. (Stearns, 1894)], и в настоящее время он встречается здесь от побережья штата Вашингтон на севере до Калифорнии на юге. Примерно тогда же моллюска завезли в воды Европы вместе с атлантической устрицей *Crassostrea virginica* (предположительно, с биоотложениями устриц). В те годы, начиная с 1871 и до 1939 гг., в Европу из США ежегодно завозили до 100 т этих устриц (цит. по Gibbs et al., 1991). Видимо, факт попадания сверлильщика с восточного побережья США на за-

падное и послужил основанием для его названия «восточный устричный сверлильщик», а его вселение в воды Европы из Америки – для названия «американский сверлильщик».

Поскольку личинки этого моллюска не ведут пелагического образа жизни, то их занос в новые места довольно ограничен и осуществляется, как правило, с устричным материалом или с другими беспозвоночными, на которых могут находиться как молодые или же взрослые особи сверлильщика, так и отложенные им яйца.

Примечательно, что, появившись в прибрежных водах Англии, устричный сверлильщик стал активно вытеснять из этих мест аборигенные виды хищных гастропод – *Ocenebra erinacea* (L., 1758)⁹ и *Nucella lapillus* (L., 1758). Способствовало этому также и то обстоятельство, что данный моллюск, как совершенно неожиданно выяснилось, хорошо переносит холодные зимы, в отличие от местных видов. Всё тот же Х. Коул (Cole, 1942) пишет, что в районе устья реки Блэкуотер (юго-восточная Англия) после суровой зимы 1929 г. *O. erinacea* практически исчезла, численность *N. lapillus* значительно уменьшилась, а популяция *U. cinerea* существенно возросла. Подтверждением этому служат следующие цифры. В 1928 г. доля устричного сверлильщика в пробах, собранных в этом районе, составляла 7.8 %, *O. erinacea* – 41.2 %, а *N. lapillus* – 51 %, в 1929 г. эти показатели выглядели соответственно как 71.2, 0.2 и 28.6%, в 1930 г. – 77.9, 0.11 и 22 %.

Хозяйственное значение. Известно, что ведущий хищный образ жизни *U. cinerea* наносит существенный урон устричным хозяйствам, вызывая гибель выращиваемых моллюсков. В ряде публикаций приводятся цифры, наглядно иллюстрирующие экономические потери на устричных и мидийных поселениях от этого хищника, которые ещё в начале 20-го столетия оценивались в тысячи долларов ежегодно (Field, 1923 – цит. по: Lauckner, 1983). Однако нести потери могут не только устричные и мидийные хозяйства. В различных странах мира добывают и выращивают многие виды двустворок, в том числе и морских гребешков. Когда одного из представителей

⁹ В середине 90-х годов 20-го столетия к устричному сверлильщику добавился ещё один вселенец – *Ocinebrellus inornatus*, также успешно конкурирующий с *Ocenebra erinacea*.

гребешков – *Argopecten irradians* (Lamarck, 1819) поместили в один аквариум с устричным сверлильщиком, то в 72.3 % случаев нападение хищника на гребешка заканчивалось гибелью последнего.

Что касается информации о конкретном влиянии *U. cinerea* на мидийные поселения, то таковая пока отсутствует, хотя многие исследователи постоянно подчёркивают факт питания этой гастроподы мидиями и высказывают опасения по поводу возможных негативных последствий её появления и расселения в новых для неё районах.

Паразиты и болезни. И вновь возвращаемся к работе Х. Коула, ссылки на которую (Cole, 1942) уже неоднократно встречались в данной монографии. Этот исследователь нашёл у семи особей *U. cinerea* каких-то членистоногих в области печени. Он предположил, что это, скорее всего, изоподы. Все заражённые моллюски были добыты на устричных поселениях в устье реки Блэкуотер (юго-восточная Англия). Мне неизвестны случаи регистрации изопод у брюхоногих моллюсков, поэтому затрудняюсь прокомментировать данное сообщение. Вполне вероятно, что это были копеподы.

В этом же районе у одного моллюска в гонаде были обнаружены рении (партеногенетическое поколение трематод), содержащие церкарий, похожих, как пишет Х. Коул, на личинок *Parorchis acanthus* Nicoll, 1907. Церкарии данного вида трематод, окончательными хозяевами которых являются чайки, впервые были описаны от хищного брюхоногого моллюска *Nucella lapillus* из Северного моря под названием *Cercaria purpurea* Lebour, 1907. Позднее личинок другого вида этого же рода трематод нашли у устричного сверлильщика в районе Вудс Хола (атлантическое побережье США) (Stunkard et Shaw, 1931). Авторы первоначально назвали этих церкарий *Cercaria sensifera* Stunkard et Shaw, 1931 и предположили, что они являются личиночной стадией *P. avitus* (Linton, 1914). В публикации 1932 г. (Stunkard, Cable, 1932), посвящённой расшифровке жизненного цикла данной трематоды, её авторы сообщили, что церкариями *P. avitus* было заражено 4 % обследованных ими сверлильщиков. Таким образом, устричный сверлильщик *U. cinerea* играет роль первого промежуточного хозяина в жизненном цикле птичьих трематод рода *Parorchis* Nicoll, 1907 как в районе своего нативного ареала, так и в новом для него регионе – Северном море. Х. Коул сомневается в том,

что *U. cinerea* появился в водах Европы, будучи заражённым этой трематодой; скорее всего, в данном случае происходит расширение круга первых промежуточных хозяев у *Parorchis acanthus*.

Помимо того, имеется информация о том, что яйца и ранние развивающиеся стадии устричного сверлильщика поражает низший гриб *Haliphthoros milfordensis*, однако велигеры и протоконхи этот патоген не затрагивает (цит. по Lauckner, 1983). Вид относится к оомицетам, заселяет яйца, личинок и постличинок омаров, креветок и взрослых артемий, наносит серьёзный ущерб в хозяйствах по выращиванию этих ракообразных и принадлежит, скорее всего, к видам убиквистам¹⁰.

Семейство Pyramidellidae J. E. Gray, 1840

Пирамиделлиды – по количеству видов одно из самых крупных семейств морских гастропод (400 родов и 3000 – 5000 видов), широко распространённых по всему Мировому океану, от его северных до южных морей. Оно объединяет мелких моллюсков (высота крепкой, спирально закрученной раковины многих из них менее 5 мм) со сходным строением и сходным образом жизни. Раковина яйцевидная, коническая, башневидная, цилиндрическая и даже игловидная. Когда животное потревожено, то его голова и нога полностью втягиваются в раковину. Устье снизу закруглённое или с нечётким желобком. Столбик с одной складкой. Мантийная полость обращена вперёд и открывается у головы. Нога короткая, приспособленная для ползания, с утолщённым передним концом и подошвой, широкой впереди и сужающейся позади, где дорсально она несёт слегка окрашенную роговую крышечку. На голове располагаются пара ухообразных щупалец, пара глаз и пара отверстий. Глаза находятся под кожей головы и лежат близко друг к другу. Отличительной чертой этих гастропод является отсутствие радулы, однако они обладают стилетом для прокалывания тегумента хозяина, своеобразно устро-

¹⁰ К убиквистам относятся виды, обладающие крайне широкой экологической пластичностью, в связи с чем они способны приспосабливаться к разнообразным условиям внешней среды и жить в самых различных экологических условиях. Виды-убиквисты имеются как среди свободноживущих, так и среди паразитических организмов.

енным длинным присоскообразным хоботком и особого строения глоткой, приспособленными к всасыванию жидкой пищи. Пирамиделлиды – гермафродитные животные и обладают втяжным копулятивным аппаратом.

Типовой род – *Pyramidella* Lamarck, 1799.

Систематика семейства Pyramidellidae всё ещё далека от завершённости, отдельные виды имеют по 5 – 7 и более синонимов. Во многом это обусловлено тем, что в большинстве случаев определение этих моллюсков, как считают отдельные специалисты, основано только на морфологических особенностях раковины, без учёта возможных различий в строении мягких частей тела (Lauckner, 1983). Сказанное наглядно иллюстрирует история описания рода *Boonea* Robertson, 1978 (см. далее, стр. 56 – 57).

Пирамиделлиды известны как эктопаразиты беспозвоночных животных, в основном моллюсков (брюхоногих, двустворчатых, хитонов) и полихет, кровью и тканью которых они питаются. Встречаются они также на оболочниках, сипункулидах и некоторых других беспозвоночных животных. По мнению ряда исследователей (Fretter, Graham, 1949), в естественных условиях каждый вид пирамиделлид поселяется и питается на определённом виде хозяина, к которому он, видимо, приспособлен наилучшим образом. Другие исследователи не соглашались с подобной точкой зрения, приводя свои аргументы в пользу отсутствия специфичности у этих моллюсков (см. далее информацию по родам *Boonea* и *Odostomia*). Возможно, что правы и те, и другие, поскольку проблему хозяйинной специфичности пирамиделлид, впрочем, как и любых других паразитов, следует рассматривать применительно к каждому роду, если не виду, отдельно. Другое дело, если у паразитов, относящихся к одному семейству, специфичность уже выражена (или отсутствует) в последовательности вид – род – семейство, причём на уровне семейства она практически та же, что и на уровне рода. В этом случае вполне правомочно говорить о наличии или отсутствии той или иной хозяйинной специфичности у определённого семейства паразитов.

При паразитировании на моллюсках, пирамиделлиды обычно поселяются на их раковине у края мантии, однако у мии и сердцевинок они прикрепляются непосредственно к верхушке сифона, в связи с чем в зарубежной литературе они получили название сифоновых

улиток («siphon snails of clams and cockles» или «clam siphon snails»). На одном сифоне мии *Mya arenaria* L., 1758 иногда находили до 13 особей *Boonea bisuturalis* (Say, 1822) [вид описан под названием *Odostomia trifida* (Toten, 1834)]. Когда мия втягивала сифон, одостомы не делали попыток сползти с него, а прятались в основном в его эпидермальных складках (Medcof, 1948). Известны случаи локализации некоторых видов пирамиделлид внутри мантийной полости моллюсков-хозяев.

В Мировом океане у различных видов моллюсков встречаются представители нескольких родов пирамиделлид. У мидий к настоящему времени зарегистрированы два из них – *Boonea* Robertson, 1978 и *Odostomia* Fleming, 1813.

Род *Boonea* Robertson, 1978

Как и все пирамиделлиды, буней – очень мелкие моллюски, высота их раковины редко достигает 6 – 7 мм, как правило, она намного меньше. Раковина крепкая, удлинённо-коническая, скульптурированная, окраска обычно белая или беловато-желтоватая (рис. 15). Устье овальное. Хоботок в вытянутом состоянии такой же длины, как раковина, или в полтора раза длиннее её. Сперматофоры располагаются в мантийной полости моллюска.



Рис. 15 *Boonea impressa* (Say, 1822)
(длина раковины 6 мм) (из: ww.shellmuseum.org/Sanibel/shells_impressa.html)

История описания данного рода такова.

В 1978 г. Р. Робертсон (Robertson, 1978) изучал биологию шести видов одостомных пирамиделлид с различной морфологией раковины, собранных в Западной Атлантике. В ходе исследования он обратил внимание на то, что три вида из этой группы обладали круп-

ными сперматофорами, прикрепленными к раковине, а три – меньшими по размерам сперматофорами, располагавшимися в мантийной полости моллюска. Первые три вида Р. Робертсон отнёс к роду *Fargoa* Bartsch, 1955, а для второй группы обосновал новый род *Boonea* Robertson, 1978. Род был назван в честь Constance (Connie) E. Boone, малаколога-любителя, активного члена Американского Малакологического общества. Вошедшие в этот род виды отличались между собой главным образом различиями в сперматофорах. Одновременно цитируемый автор высказал мнение, что скульптура раковины не может служить надёжным критерием в систематике Pyramidelidae.

Принципов классификации пирамиделлид и взглядов Р. Робертсона на систематику моллюсков данного семейства в настоящее время придерживаются многие исследователи. Однако некоторые малакологи по-прежнему используют в таксономии этих гастропод особенности строения их раковины, что, кстати, находит отражение в видовых названиях пирамиделлид (см. далее при описании *B. bisuturalis* и *Odostomia* из мидий). Относительно недавно появилось сообщение (McLean, 2002), автор которого, используя традиционную методологию, сравнил особенности строения раковины видов, отнесённых Р. Робертсоном (1978) к *Boonea*, с таковыми типовых видов. Оказалось, что в соответствии с морфологией раковины, из трёх видов *Boonea* в этом роде должна остаться только *B. seminuda* (C. V. Adams, 1839), тогда как *B. impressa* (Say, 1822)¹¹ следует отнести к роду *Oscilla*¹² A. Adams, 1861, а *B. bisuturalis* (Say, 1822) – к роду *Odetta*¹³ de Folin, 1870. Автор цитируемой работы высказывает гипотезу, что различия в строении сперматофоров служат изолирующим механизмом, усиливающим процесс видообразования внутри рода (McLean, 2002).

¹¹ По непонятным причинам в некоторых источниках год описания *B. impressa* и *B. bisuturalis* указан как 1821.

¹² В настоящее время род *Oscilla* является подродом в роде *Miralda* A. Adams, 1864 (см. OBIS Indo-Pacific Molluscan Database).

¹³ Род *Odetta* является подродом в роде *Menestho* Möller, 1842 (см. OBIS Indo-Pacific Molluscan Database).

Напомню, что род *Boonea* был создан для североамериканских форм «одостом» (*Odostomia*). Однако в англоязычной литературе этих гастропод по-прежнему традиционно называют «одостомами» (odostomes). Например, *Boonea seminuda* – half-smooth odostome (полугладкая одостома), *B. impressa* – impressed odostome (поразительная одостома) (см. рис. 15) и т. д. (Turgeon et al., 1998). Естественно, что в таких случаях, во избежание путаницы, обязательно следует приводить латинское название вида, о котором идёт речь.

В последние годы появляется информация о регистрации уже известных видов буней в других регионах, за пределами вод Северной Америки (*B. impressa*, например, нашли в прибрежных водах на севере Бразилии). Одновременно описываются новые представители данного рода из других районов Мирового океана. Так, в 1995 – 1996 гг. были открыты два новых вида – *Boonea umbonicola* Horii et Okutani, 1995 и *B. okumurai* Horii et Okutani, 1996; оба в японских водах. В настоящее время в составе рода *Boonea* насчитывается 8 видов.

Несмотря на то, что буней не проявляют специфичности к моллюскам, они всё же предпочитают поселяться на определённых хозяевах (Robertson, 1978). Вместе с тем, некоторые исследователи считают, что у представителей данного рода гастропод вообще отсутствует узкая специфичность к хозяину. Подобное утверждение основано на результатах лабораторного содержания этих моллюсков. Д. Аллен (Allen, 1958), например, пишет, что в его лаборатории поразительная одостома (*B. impressa*) питалась пятью видами гастропод, полихетой, оболочником и устрицей. В аквариальных условиях уже упомянутая *B. impressa* была отмечена питающейся на 17 из 18 видов двустворчатых моллюсков, *B. seminuda* – на 7 из 16, *B. bisuturalis* – на 16 из 20, которые были предложены им (цит. по: Lauckner, 1983). И всё же следует учесть, что в искусственных условиях лаборатории эти моллюски могут питаться также и случайными хозяевами, на которых в природе они никогда не встречаются. Более того, даже в лабораторных условиях у буней проявляется определённое предпочтение того или иного хозяина. Например, поразительная одостома, которая в качестве хозяина обычно предпочитает атлантическую, или вирджинскую, устрицу (*Crassostrea virginica*), также как и некоторых гастропод, в лабораторных условиях никогда не при-

креплялась к двустворчатым моллюскам *Mercenaria mercenaria* и *Modiolus modiolus*. И всё же, узкой специфичности к хозяевам у перечисленных видов пирамиделлид явно не наблюдается.

Количество буней на одном моллюске-хозяине может достигать 20 – 40 – 100 экз. и даже более, хотя обычно оно не превышает 20 – 40 экз. и зависит, в основном, от размеров хозяина. Более того, у разных видов буней выявлена приуроченность к разным размерным группам одного и того же вида хозяина. Так, *B. bisuturalis* нападает в основном на мелких устриц, а *B. impressa* – на крупных.

Установлено, что сильное заражение бунеями негативно отражается на нормальном развитии и росте поражённых моллюсков (см., напр., White et al., 1989). К тому же, существует мнение, что буней могут быть механическими переносчиками патогенных паразитических простейших. В частности, фактические данные указывают на то, что поразительная одостома (*B. impressa*) переносит очень опасного паразита устриц – *Perkinsus marinus* (Mackin, Owen et Collier, 1950). Предполагается также, что питание буней, довольно продолжительное время остающейся на одном и том же моллюске, способствует росту интенсивности инвазии особей, ранее уже заразившихся данным патогенным паразитом (White et al., 1989). Известно, что *P. marinus* вызывает у устриц заболевание, характеризующееся протеолитической деградацией тканей и сопровождающееся их массовой смертностью, что приводит к серьёзным коммерческим потерям в устричных хозяйствах.

У средиземноморской мидии в водах Италии также зарегистрированы представители рода *Perkinsus*, но их видовая принадлежность пока не установлена (см. Гаевская, 2006). Справедливости ради следует заметить, что, в отличие от устриц, у мидий не выявлено столь ярко выраженного негативного влияния этих паразитов на их организм. Возможная причина этого, по мнению исследователей, кроется в высокой анти-*Perkinsus* активности гемолимфы мидий (Anderson, Beaven, 2001).

Что касается случаев регистрации буней у мидий в природных условиях, то в доступной литературе встретилась информация об обнаружении у них только одного вида данного рода – *Boonea bisuturalis* (Say, 1822).

***Boonea bisuturalis* (Say, 1822) –**

буня двужелобковая (рис. 16)

Син.: *Menestho bisuturalis* Say, 1822

Odostomia bisuturalis (Say, 1822)

Odostomia trifida (Totten, 1834)

Odostomia exigua (Couthouy, 1838)

Odostomia trifida bedequensis Bartsch, 1909

Odostomia bisuturalis ovilensis Bartsch, 1909

Odostomia fetella Dall et Bartsch, 1927

В англоязычной литературе этот вид гастропод известен под названием «two-grooved odostome» – двужелобковая одостома, поскольку, как уже сказано выше, ранее он относился к роду одостом (*Odostomia*). Учитывая тот факт, что в настоящее время *Odostomia bisuturalis* является представителем рода буней, будем назвать его двужелобковой бунеей.

Историческая справка. Данный вид первоначально описан как *Menestho bisuturalis* Say, 1822, затем переведён в род *Odostomia*, а в 1978 г. стал одним из представителей рода *Boonea*, широко распространённого вдоль обоих берегов Северной Америки. Кстати, столь обширный список видов (5), рассматриваемых в качестве синонимов *B. bisuturalis*, ещё раз свидетельствует о достаточно сложной ситуации в систематике пирамиделлид, в том числе и рассматриваемого здесь рода *Boonea*.

Хозяин: мидия обыкновенная (голубая).

Локализация: как правило, на раковине возле края мантии; иногда буней проникают в мантийную полость хозяина.

Описание. Очень мелкие моллюски, обычно до 4 – 5 мм (минимальный размер, указанный для этого вида буней и который удалось найти среди многочисленных литературных источников, составлял 2.8 мм, максимальный – 5.8 мм). Раковина удлинённо-коническая, окрашена в молочно-белый цвет, со спиральными желобками или же гладкая. Витки раковины разделены двумя узкими желобками (отсюда видовое название моллюска). Устье овальное. Сперматофоры прикрепляются к дорсальной стенке мантии.

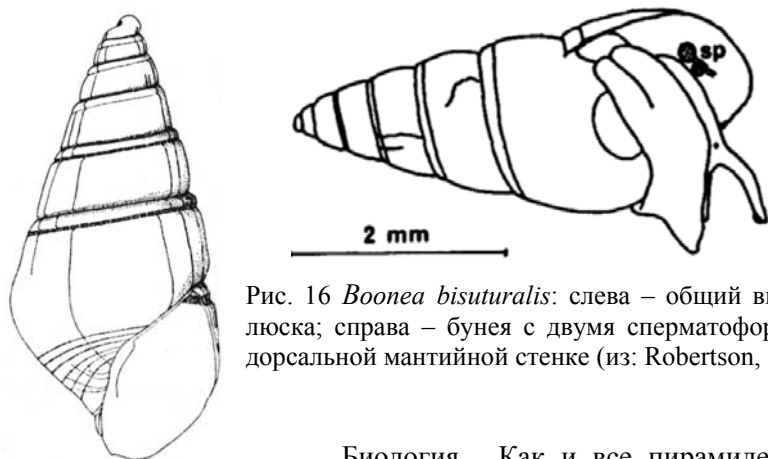


Рис. 16 *Boonea bisuturalis*: слева – общий вид моллюска; справа – буня с двумя сперматофорами на дорсальной мантийной стенке (из: Robertson, 1978)

Биология. Как и все пирамиделлиды, буня двужелобковая обычно откладывает яйца на раковину моллюска-хозяина. Этот период длится с начала июня до середины сентября. В конце сентября у самок наблюдаются уже ненормальные яйца. Из яйца выходит личинка, ведущая пелагический образ жизни.

Известно, что *B. bisuturalis* предпочтительно поселяется на мелких устрицах, хотя встречается и на других двустворках, в том числе и на мидии, а также на гастроподах (Scheltema, 1965). В лабораторных условиях буня двужелобковая питалась 37 из 45 видов двустворок и гастропод, которые были предложены ей (цит. по Lauckner, 1983). При этом одним из основных факторов, обуславливающих привлекательность моллюска для поселения на нём буней, являются размеры хозяина.

Распространение. *Boonea bisuturalis* родом из северо-западной Атлантики. Здесь она встречается вдоль берегов Северной Америки, от зал. Святого Лаврентия на севере до побережья Делавара на юге. В 19-м или в начале 20-го столетия этого моллюска завезли на тихоокеанское побережье США, первоначально, предположительно, с партиями устриц, а позднее, уже в 20-м веке, также и с балластными водами. В первом случае могли завезти или взрослых особей или яйца буней, которые прикрепились к устрицам, во втором – пелагических личинок. Точную дату появления *B. bisuturalis* на за-

падном побережье США, по мнению специалистов, установить трудно из-за отсутствия полной систематической работы по комплексу видов *Odostomia* в северо-восточной Пацифике. Возможно, что после исследования музейных материалов, которые довольно часто содержат неопределённых или ошибочно определённых моллюсков, удастся уточнить эту дату. Более того, эти материалы могут содержать и других представителей рода буней, также когда-то завезённых на тихоокеанское побережье США.

Поскольку *B. bisuturalis* является теплолюбивым моллюском, то единственным фактором, ограничивающим распространение этих гастропод вдоль североамериканских берегов на север, является низкая температура воды. По этой причине *B. bisuturalis* встречается обычно на глубинах до 22 м, а её распространение к северу ограничено побережьем южных регионов Канады.

Хозяйственное значение. Негативное влияние *B. bisuturalis* на мидий не изучено; во всяком случае, найти в литературе какую-либо информацию по данному вопросу не удалось. Если учесть, что масса этих моллюсков составляет сотые доли процента от таковой их хозяев, можно было бы предположить даже отсутствие вредного воздействия. Однако постоянное раздражение края мантии моллюска-хозяина хоботком паразита в процессе его питания не может не привести к определённым негативным последствиям. Известно, что у устриц буней вызывают образование многочисленных своеобразных карманов на внутренней стороне вентрального края раковины, внутри которых они обычно располагаются парами. Во многих «карманах» наблюдались даже нерестящиеся моллюски. Буней не могут привести к гибели устриц крупнее 10 мм, но оказывают негативное влияние на их нормальное развитие и рост. У сильно заражённых устриц наблюдается характерная деформация раковины с утолщёнными краями (цит. по Lauckner, 1983). У мидий аналогичные повреждения вызывают паразитирующие у них представители другого рода пирамиделлид – *Odostomia*, о котором пойдёт речь ниже.

Паразиты и болезни. Сведениями о регистрации у буней паразитов или патологических отклонений мы не располагаем.

Род *Odostomia* Fleming, 1813

До недавнего времени род *Odostomia* относили к семейству Turbonillidae Locard, 1886. Именно в нём этот род значится и в «Определителе фауны Чёрного и Азовского морей» (1972), и в монографии А. В. Гаевской с соавт. (1990а), посвящённой паразитам и болезням мидии *Mytilus galloprovincialis* в Чёрном море. В настоящее время фактически все малакологи рассматривают род *Odostomia* в семействе Puzosellidae. Типовой вид рода – *Odostomia plicata* (Montagu, 1803).

Одостомы – очень мелкие моллюски (высота раковины, например, у *O. plicata* не превышает 1.5 мм). Внешне они чрезвычайно похожи на представителей рода *Boonea* (историю описания последнего см. выше, стр. 56 – 57). Впрочем, все пирамиделлиды внешне очень похожи, что подчёркивают в своих публикациях многие исследователи, изучавшие этих гастропод (см., напр., Fretter, Graham, 1949), и что, скорее всего, является одним из основных препятствий на пути упорядочения их систематики.

Раковина одостом яйцевидная, яйцевидно-коническая, коническая или короткобашенная, гладкая, иногда со слабо выраженными спиральными линиями. Устье яйцевидное, может быть со слабым желобком на базальном крае. Столбик со складкой, конец которой обычно виден через устье. На столбике располагается зубик, наличие которого и объясняет родовое название *Odostomia* (от греческого *odus* – зуб и *stoma* – рот).

Не вдаваясь в детальное описание морфологии и анатомии одостом, приведу схематический рисунок, наглядно иллюстрирующий строение этих моллюсков (рис. 17).

Род *Odostomia* очень многочислен (более 200 видов) и широко распространён по всему Мировому океану; многие виды встречаются только в ископаемом состоянии. В равной степени некоторые из ныне живущих видов известны с давних геологических времён. Однако систематика рода всё ещё довольно запутана, а у отдельных видов насчитывается до 4 – 7 и даже более синонимов. Приведу один пример, на мой взгляд, очень наглядно иллюстрирующий сказанное и подтверждающий отсутствие чётко разработанной системы этих моллюсков.

В составе рода *Odostomia* известен вид *O. eulimoides* Hanley, 1844¹⁴. Среди его синонимов перечисляют 5 (или 6) видов: *Odostomia crassa* Thompson, 1845, *Turbonilla oscitans* Lovén, 1846, *Odostomia dubia* Jeffreys, 1848, *O. notata* Jeffreys, 1848, *O. novegradensis* Brusina, 1865 (частично), а также (под вопросом) *O. electa* Jeffreys, 1883.

В то же время некоторые исследователи считают *Turbonilla oscitans* Lovén, 1846 (см. выше) синонимом у *Odostomia ambigua* Maton et Rackett, 1807. Последнюю иногда относят к синонимам *Odostomia eulimoides*.

Другая группа малакологов относит *O. eulimoides*, вместе с 10 другими видами (причём среди них нет ни одного из тех, которые перечислены выше в качестве синонимов *O. eulimoides*) к синонимам у *Odostomia conoidea* (Brocchi, 1814).

В «Systema Naturae 2000» и *O. eulimoides*, и *O. conoidea* включены как равноправные представители рода *Odostomia*. И таких примеров можно привести не один.

Тем не менее, несмотря на явное отсутствие унифицированной системы *Odostomia*, описание новых видов этих гастропод продолжается и в настоящее время (кстати, многие из описываемых видов встречаются в ископаемом состоянии). Так, только за несколько последних лет открыты *O. barashi* Bogi et Galil, 2000, *O. buzzurroi* Peñas et Rolán, 1999, *O. franki* Peñas et Rolán, 1999, *O. nofronii* Buzzurro, 2001, *O. sorianoi* Peñas et Rolán in Peñas et al., 2006 и ещё десятка два новых видов.

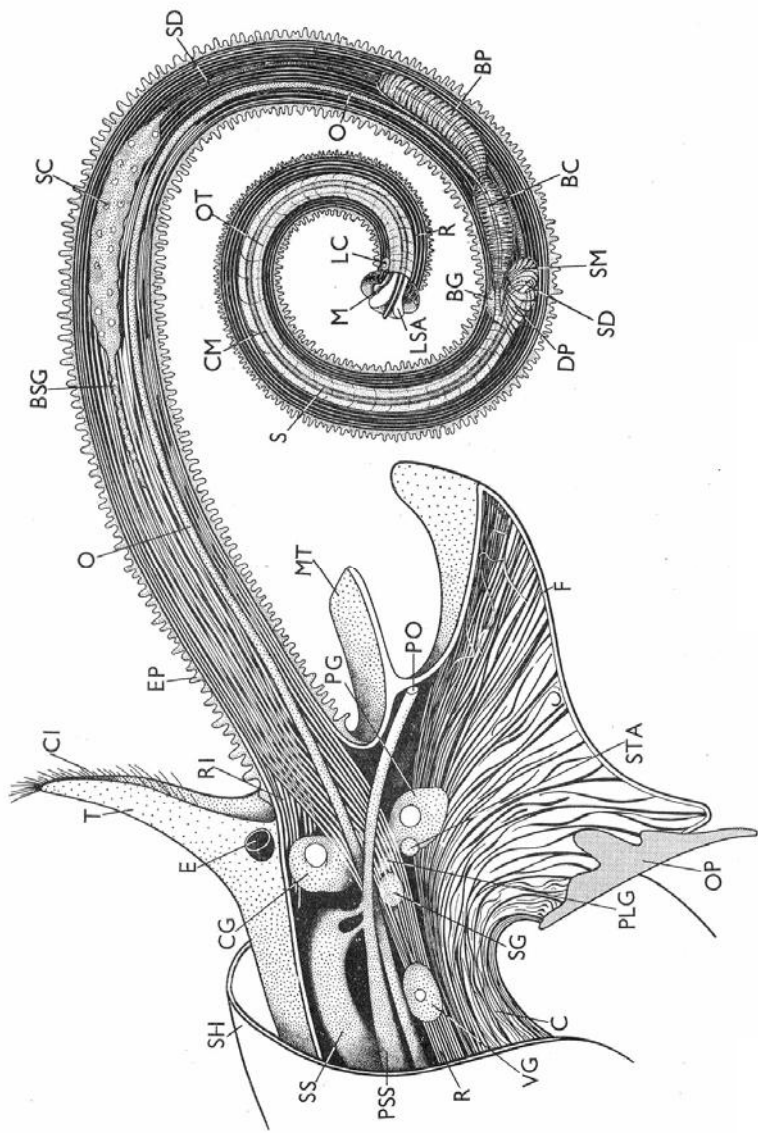


Рис. 16 Сагиттальная половина переднего конца экземпляра *Odostomia unidentata* (Montagu, 1803): голова и нога моллюска вытянуты, а хоботок вывернут (гемоцель показана чёрным цветом).

BC – ротовая полость; BG – ротовой ганглий; BP – ротовой насос; BSG – пузырь слюнной железы; C – мышца столбика; CG – церебральный ганглий; CI – сенсорные усики; CM – круговые мышцы; DP – дорсальный карман ротовой полости; E – глаз; EP – эпителиальная папилла; F – нога; LC – лабиальная комиссура; LSA – край отверстия стилета; M – рот; MT – ментум; O – пищевод; OP – крышечка; OT – ротовая трубка; PG – pedalный ганг-

¹⁴ Мы ещё вернёмся к этому виду при описании одостом, паразитирующих у мидий.

лий; PLG – плевральный ганглий; PO – отверстие пениальной оболочки; PSS – пениальная оболочка; R – ретракторная мышца хоботка; RI – про-
тракторные мышцы хоботка; S – стилет; SC – клетка слюнной железы; SD
– слюнной проток; SD – ганглий под пищеводом; SH – раковина; SM –
мышца, приводящая в движение стилет; SS – спермомешок; STA –стато-
цист; T – щупальце; VG – висцеральный ганглий (из: Fretter, Graham, 1949).



Живут одостомы обычно снаружи на створке раковины моллюска-хозяина, возле края мантии, прикрепляясь к ней с помощью выделяемой ими биссусоподобной нити. Однако иногда они могут поселяться внутри мантийной полости своих хозяев. Например, *O. tellinae* Pelseneer, 1912 живёт внутри мантийной полости двустворчатого моллюска *Tellina* sp., обитающего в водах Китая (цит. по Lauckner, 1983). Уже упомянутая выше *O. eulimoides* была обнаружена не только на наружной, но и на внутренней стороне створок у обыкновенной устрицы (Cole, Hancock, 1955). Среди хозяев *Odostomia* – не только гастроподы и двустворки, но и полихеты, оболочники, сипункулиды.

Учитывая разногласия, существующие у исследователей по вопросам систематики гастропод рода *Odostomia*, что наглядно продемонстрировали приведённые выше примеры, а также отсутствие у многих одостом строгой хозяйинной специфичности, в связи с чем один и тот же вид может встретиться у самых разных видов двустворок и гастропод, ниже дано общее описание всех представителей *Odostomia*, которые когда-либо были найдены у мидий. Таковых известно четыре вида, в том числе два из них найдены у мидий в Чёрном море.

Расположим их в алфавитном порядке, приведя соответствующие синонимы у каждого из них. Хочу обратить внимание на тот факт, что среди перечисляемых синонимов один и тот же вид может оказаться синонимом у разных видов (ещё один аргумент в пользу необходимости проведения ревизии и разработки унифицированной системы моллюсков данного рода).

***Odostomia ambigua* Maton et Rackett, 1807 – одостома изменчивая¹⁵**

Син.: *Turbonilla oscitans* Lovén, 1846
Odostomia oscitans (Lovén, 1846)

¹⁵ Нетрудно убедиться в том, что видовые названия одостом отражают особенности строения и окраски их раковины – изменчивая (непостоянная, загадочная), сверхгладкая, бледная, ступенчатая, что ещё раз подтверждает тот факт, что основополагающим признаком в систематике этих гастропод были морфологические особенности их раковины.

Odostomia eulimoides Hanley, 1844 – одостома сверхгладкая

Син.: *Odostomia crassa* Thompson, 1845

Turbonilla oscitans Lovén, 1846

Odostomia dubia Jeffreys, 1848

Odostomia notata Jeffreys, 1848

Odostomia novegradensis Brusina, 1865 – частично

?*Odostomia electa* Jeffreys, 1883

Odostomia pallida (Montagu, 1803) – одостома бледная

Син.: *Turbo pallidus* Montagu, 1803

Odostomia novegradensis Brusina, 1865 – частично

Odostomia scalaris MacGillivray, 1843

– одостома ступенчатая

Син.: *Odostomia nitida* Alder, 1844

Odostomia rissoides Hanley, 1844

Odostomia alba Jeffreys, 1848

Odostomia rissoides var. *exilis* Jeffreys, 1867

?*Odostomia rissoiformis* Milaschewitsch, 1909

Brachystomia rissoides (Hanley, 1844) Rasmussen, 1944

Хозяева: мидии – обыкновенная (голубая), средиземноморская.

Локализация: как правило, в области биссусной вырезки раковины мидии, по краю мантии, реже в области выводного сифона, иногда в мантийной полости.

Описание. Очень мелкие моллюски. Например, средняя высота раковины взрослых особей *O. eulimoides*, в зависимости от месяца, колеблется от 1.37 ± 0.44 до 2.18 ± 0.36 мм (McFadden, Myers, 1989). Высота раковины *O. scalaris* не превышает 1.5 – 3 мм, *O. pallida* – до 4 – 5 мм. Раковина гладкая, с 5 – 6 – 7 оборотами, окрашена в молочно-белый или слегка желтоватый цвет, иногда окраска белая с жёлтыми пятнышками. Форма раковины довольно разнообразна: яйцевидная, яйцевидно-коническая, стройно-коническая, коротко-башенная (рис. 18). Последний оборот крупный, вздутый, составляет от половины до примерно 2/3 высоты раковины. Устье яйцевидное, у

отдельных видов со слабым или хорошо выраженным желобком на базальном крае. Столбик со складкой, конец которой обычно хорошо просматривается через устье.

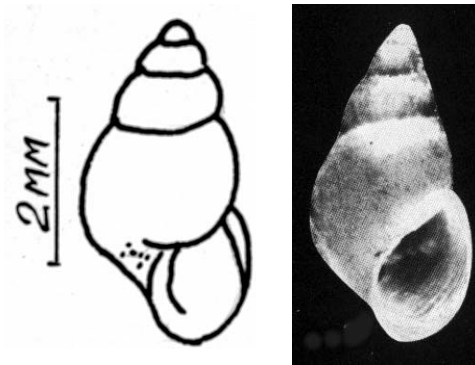


Рис. 18 Общий вид *Odostomia*: слева – *O. scalaris*: (из: Гаевская и др., 1990а); справа – *O. eulimoides* (из: Smriglio et al., 1995)

Биология. Одостомы размножаются в тёплый период года, но некоторые особи могут содержать зрелые половые продукты круглогодично (McFadden, Myers, 1989). Яйца обычно откладываются прямо на раковину хозяина, что характерно для многих пирамиделлид, а вышедшие из них пелагические личинки разносятся течением на довольно большие расстояния.

Обладая специализированным ротовым аппаратом, одостомы питаются гемолимфой и разжиженной тканью моллюска-хозяина. Для этого одостома прикрепляется к вентральному краю створки, вводит хоботок в сифональное отверстие мидии и остаётся в таком положении в течение нескольких дней. Длина хоботка одостомы вполне достаточна для того, чтобы подтянуть мантию, не проникая при этом внутрь мидии (Cole, Hancock, 1955).

По мнению многих исследователей (см., например, Ankel, Christensen, 1963), у одостом отсутствует узкая специфичность по отношению к хозяевам, а потому один и тот же вид может быть найден у самых разных моллюсков. Так, *O. eulimoides*, помимо обыкновенной мидии, зарегистрирована также у четырёх видов морских гребешков, обыкновенной устрицы и гастроподы *Turritella communis*, а *O. scalaris*, кроме мидии, была обнаружена на четырёх видах гас-

тропод и мелких особях гребешка *Chlamys opercularis* (Ankel, Christensen, 1963; Fretter et al., 1986). Иногда в популяции одного и того же вида хозяина одновременно встречается несколько видов одостом. Предполагается, что основным фактором, регулирующим привлекательность того или иного вида моллюска-хозяина для одостомы, является текстура его створки (Clark, 1971). При этом размеры моллюска-хозяина, видимо, не играют существенной роли, т.к. известны случаи, когда паразит, в частности *O. scalaris*, был крупнее своих хозяев – брюхоногих моллюсков гидробий или же риссой (Ankel, Christensen, 1963).

Распространение. Одостомы широко распространены в водах Мирового океана, но наиболее обычны и многочисленны они в более тёплых широтах. Ареал многих видов довольно широк. Что касается регистрации этих гастропод у мидий, то известные в литературе находки ограничены водами Европы (Дания, Великобритания, Франция, Италия, Украина) (Гаевская и др., 1990а; Ankel, Christensen, 1963; Fretter et al., 1986; Marschall, 1899; Pelseneer, 1914; Smriglio et al., 1995 и др.), хотя их ареал в природе значительно шире. Так, *O. scalaris* находили в Чёрном, Мраморном, Эгейском, Тирренском, Средиземном и Балтийском морях, а также у юго-западных берегов Англии. Ареал *O. ambigua* простирается от Арктики до Средиземного моря. *O. eulimoides* встречается от Тирренского моря (кстати, именно здесь её нашли у средиземноморской мидии) на востоке до Шетландских и Гебридских о-вов на севере. Если же принять точку зрения исследователей, рассматривающих этот вид синонимом у *O. conoidea*, то в таком случае южная граница его ареала будет располагаться у атлантического побережья Африки, на широте Анголы.

В Чёрном море известно семь видов *Odostomia* (Определитель фауны..., 1972; Чухчин, 1984), причём два из них – *O. scalaris* (в перечисленных публикациях описана под названием *O. rissoides*) и *O. pallida* – из числа тех, которые паразитируют у мидий и в других регионах Европы. Что касается их встречаемости у мидий в Чёрном море, то оба указанных выше вида были найдены у этих моллюсков в прибрежных водах Крыма – в Егорлыцком заливе (личн. сообщ. В. К. Мачкевского) и в «озере» Донузлав. В обоих районах мидийные поселения располагались на глубине 1.5 – 3 м.

Обитают одостомы в довольно широком диапазоне глубин. Вместе с тем, у одного и того же вида в разных регионах проявляется некоторая приуроченность к определённым горизонтам. Например, в Чёрном море *O. scalaris* обнаружена на глубинах от 1.5 – 3 м (у мидий) до 20 – 70 м (Определитель..., 1972), а в водах Италии её нашли на 100-метровой глубине. Возможные причины подобных различий в распределении по вертикали следует искать в гидрохимических особенностях того или иного региона.

Хозяйственное значение. Присутствие одостом у мидий провоцирует аномальное развитие их раковины, выражающееся в искривлении её края и образовании своеобразного загиба внутрь мантийной полости в виде «кармана» (рис. 19).

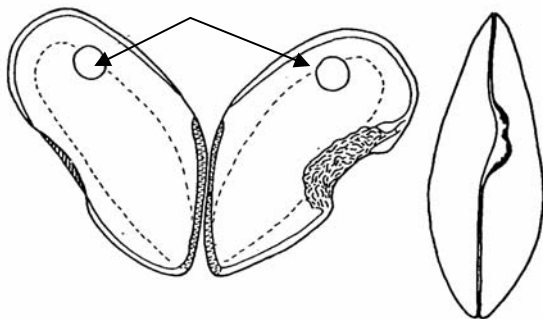


Рис. 19 Раковины обыкновенной мидии, деформированные одостомой (из: Cole, Hancock, 1955). Стрелкой отмечен замыкательный мускул моллюска.

Чаще всего «карман» образуется на одной створке, при этом другая створка разрастается таким образом, чтобы закрыть образовавшуюся щель. Внешне наличие «кармана» можно обнаружить по лёгкой кривизне края створки (см. рис. 18, справа). Подобные нарушения формы раковин, характерные для мидий, поражённых одостомой, были выявлены в Егорлыцком заливе у 10.7 % моллюсков размерной группы 60 – 80 мм, а в озере Донузлав – у 7.2 % мидий с длиной раковины 65 – 87 мм.

Паразиты и болезни. В водах Франции у *Odostomia scalaris*, прикрепившейся к обыкновенной мидии, были обнаружены личинки монстриллидных копепод – *Monstrilla helgolandica* (Claus, 1863). Никаких патологических отклонений у заражённых моллюсков не наблюдалось (Pelseneer, 1913, 1914 – цит. по Lauckner, 1983).

КЛАСС ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ – BIVALVIA L., 1758

Это – двусторонне-симметричные животные, с раковиной, образованной двумя створками (рис. 20 – 26). Створки могут быть округлые, овальные, четырёхугольные, треугольные или неправильной формы, они охватывают тело с боков и соединены на спинной стороне эластичной связкой, так называемым лигаментом. Соответственно положению тела моллюска у створок различают брюшной, спинной, передний и задний края. Эти края или плавно переходят друг в друга, или образуют угол. У спинного края створки расположена её выступающая часть – макушка, которая или занимает срединное положение, или в той или иной степени смещена к переднему/заднему концу раковины. У форм, сверлящих камень, например, у представителей семейства Pholadidae, макушка прикрыта особыми пластинками. Наружная поверхность створки бывает гладкая, с линиями нарастания или скульптурированная. Створка образована тремя слоями: наружный (конхиолиновый) слой состоит из рогоподобного органического вещества; средний (призматический) – из призматических кристаллов извести; внутренний (перламутровый) – из пластинчатых кристаллов извести. Утолщённый спинной край створки у большинства двустворок снабжён особыми выступами – зубами, образующими замок. Смыкание створок осуществляется одним или двумя мускулами (аддукторами, или замыкателями), прикрепляющимися концами к створкам. У многих моллюсков один аддуктор развит лучше другого. Места их прикрепления обозначаются как мускульные отпечатки, характер которых является одним из диагностических признаков в систематике двустворок. Тело моллюска одето мантией, наружная поверхность которой выделяет раковину. Мантия состоит из правой и левой лопастей, которые сростаются по брюшному краю, образуя несколько отверстий. Через эти отверстия мантийная полость сообщается с внешней средой. С брюшной стороны тело моллюска обычно имеет мускулистый вырост, называемый ногой. В ноге заключена биссусная железа, выделяющая шёлкоподобные биссусные нити (биссусы), при помощи которых моллюск прикрепляется к субстрату. Некоторые виды прирастают к поверхности камня одной из створок. В мантийной полости расположены жабры – по одной с каждой сто-

роны тела. Пищеварительная система состоит из пищевода, желудка, печени (её протоки впадают в желудок), средней и задней кишки. Задняя кишка открывается в заднем отделе мантийной полости. Кровеносная система незамкнутая. Половые железы парные, располагаются вдоль спинной стороны тела. Двустворки – раздельнополые или гермафродитные животные; некоторые виды, будучи раздельнополыми, способны переходить к гермафродитизму. Оплодотворение, как правило, наружное. Вышедшая из яйца пелагическая личинка претерпевает метаморфоз, распадающийся обычно на три фазы – трохофора (раковинка ещё не развита), велигер, великонх. У некоторых видов пелагическая стадия отсутствует.

По характеру питания двустворки – фильтраторы, собиратели или хищники. Паразитические формы среди взрослых двустворок неизвестны, хотя личинки некоторых семейств паразитируют на жабрах рыб и известны под названием глохийд.

Схему внутреннего строения двустворчатых моллюсков проиллюстрируем на примере такового мидий (рис. 20), уже вошедшего в первую монографию по паразитам и болезням этих моллюсков (Гавевская, 2006).

В научной и научно-популярной литературе могут встретиться разные названия класса двустворчатых моллюсков, причём такого их количества, скорее всего, не имеет ни один другой класс животных. Самое первое по времени и фактически самое верное по своей сути наименование предложил К. Линней – *Bivalvia* L., 1758, т.е. двустворчатые. Среди прочих названий наиболее широко использовались три: *Acerphala* Cuvier, 1798 (что означает – безголовые), *Lamellibranchiata* Blainville, 1814 (пластинчатожаберные) и *Pelecypoda* Goldfuss, 1820 (топороногие). Первый из этих терминов, действительно, отражает особенность, присущую всему классу моллюсков. Однако название, предложенное К. Линнеем, – *Bivalvia* старше (1758 год в сравнении с 1798-м), поэтому именно оно является валидным. Проанализировав же соответствие особенностей строения двустворчатых моллюсков двум другим названиям, мы увидим, что не у всех членов данного класса жабры имеют пластинчатое строение, а внешний вид ноги весьма разнообразен, к тому же, у некоторых двустворок нога может быть вообще редуцирована. В научно-популярной русскоязычной литературе двустворчатых мол-

люсков часто называют ракушками (иногда при употреблении этого слова ударение ставят на первый слог, что является нарушением норм русского языка).

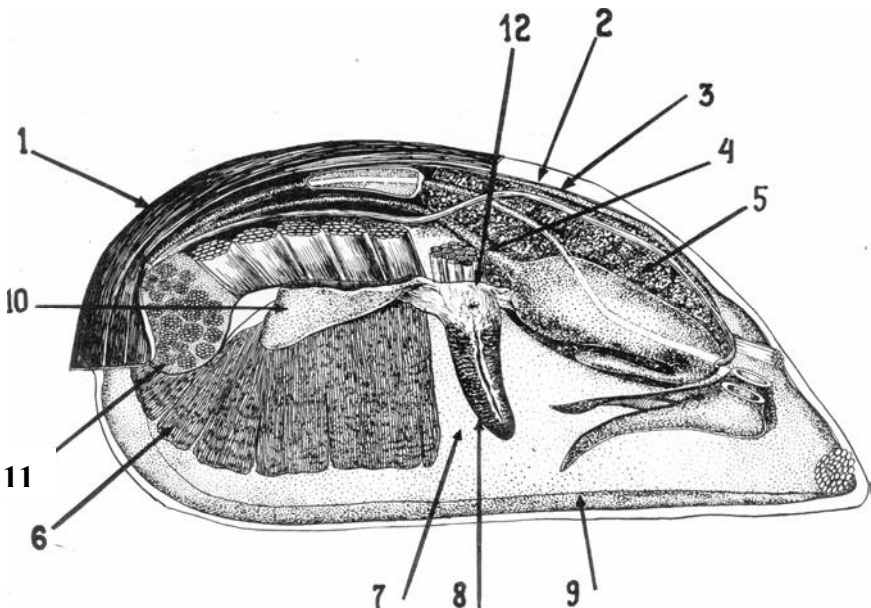


Рис. 20 Схема внутреннего строения двустворчатых моллюсков на примере мидии: 1 – наружная поверхность створки; 2 – толщина раковины; 3 – внутренняя поверхность створки; 4 – кишечник; 5 – гепатопанкреас; 6 – жабры; 7 – гонада; 8 – нога; 9 – мантия; 10 – мезосома; 11 – мускул-замыкатель; 12 – биссусная железа (из: Гаевская и др., 1990б)

Среди двустворок отсутствуют виды, которые паразитируют у мидий, а тем более, питаются ими. Однако среди них имеются моллюски, способные к сверлению различных скальных пород, которые они используют для поселения; и этих сверлильщиков находят поселившимися также в кораллах и раковинах живых моллюсков, в том числе мидий. Прежде всего, это представители семейств *Gastrochaenidae*, *Petricolidae* и *Pholadidae*. Безусловно, моллюски, обладающие тонкой раковиной, – не очень удобный субстрат для таких поселенцев. Однако устрицы, мидии, гребешки, морское ухо и некоторые другие моллюски с их толстостенной раковиной нередко под-

вергаются нападению со стороны перечисленных сверлильщиков. Такого рода примеров можно привести достаточно много, и касаются они самых разных моллюсков, как двустворчатых, так и брюхоногих. В частности, в створках раковины атлантической устрицы *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) в водах северной Каролины (атлантическое побережье США) отмечено три вида из семейств Gastrochaenidae, Pholadidae и Mytilidae (род *Lithophaga* Röding, 1798). У голубого морского уха *Haliotis fulgens* Philippi, 1845 (его ещё называют зелёным морским ухом) в Калифорнийском заливе у берегов Мексики зарегистрировано три вида камнеточцев из семейств Mytilidae (*Lithophaga aristata* Dillwyn, 1817, *L. plumula* Hanley, 1844) и Pholadidae (*Penitella conradi* Valenciennes, 1846) (цит. по Bower, 2003).

Описываемое явление поселения одних двустворчатых моллюсков (камнеточцев) в раковинах других двустворок в целом нельзя рассматривать как обычные взаимоотношения между двумя разными представителями этого класса. И всё же остановимся на нём подробнее, поскольку подобное заселение створок мидий – и не только мидий – не может не отразиться на внешнем виде и общем состоянии поражённых моллюсков, что может отразиться на их коммерческой ценности.

Семейство Gastrochaenidae J. E. Gray, 1840

В англоязычной литературе моллюски этого семейства получили название «rock-borer clams», «rock borers», «boring clams», «rock-boring», что можно перевести как «сверлящие скалы моллюски», «сверлильщики скал». Иногда их, независимо от принадлежности видов к разным родам, называют только по латинскому названию данного семейства – gastrochaenids, т.е. гастрохениды. Например, *Gastrochaena ovata* Sowerby, 1834 – «ovate gastrochaenid», т.е. овальная гастрохенида, *Rocellaria stimpsoni* (Tryon, 1861) – «Stimpson gastrochenid», т.е. гастрохенида Стимпсона и т.д. Однако может встретиться другая ситуация, когда один и тот же вид гастрохенид имеет несколько разных названий. Например, выше упомянутая *Gastrochaena ovata* – это и овальная гастрохенида (ovate gastrochaenid), и овальная роцеллярия (ovate rocellaria).

В отечественной научной и научно-популярной литературе гастрохениды чаще известны как «камнеточцы». Примечательно, что к камнеточцам относят не только этих моллюсков, но и все организмы, начиная от цианобактерий и заканчивая морскими ежами, которые тем или иным способом могут разрушать раковины моллюсков, кораллы, горные породы – ракушечники, известняки, мергели, сланцы, глины и т.п. (см., напр., БСЭ, 1973; Лебедев, 1972).

Гастрохениды обладают некрупной, удлинённой, клиновидной, треугольной или овальной формы раковиной. В передней части брюшного края раковины наблюдается широкое зияние (см. рис. 21). Перламутр на внутренней поверхности раковины отсутствует. Замок не развит. Лигамент наружный. Мантийный синус глубокий. Сифоны длинные, могут быть одеты известковой трубкой. Мантийные лопасти срастаются, так что для ноги остаётся лишь небольшое отверстие. Нога клиновидная и лишена плоской подошвы. Передний мускульный отпечаток по размерам заметно меньше заднего.

Типовой род *Gastrochaena* Spengler, 1793.

Семейство включает 5 родов (по другим данным, их 4), обитателей в основном тропических, субтропических, а также умеренно-тёплых морей.

Гастрохениды ведут свободный образ жизни и обычно живут в норках, которые они высверливают в прибрежных известняках, при этом над поверхностью субстрата выступают только отверстия длинных парных сифонов, иногда заключённых в известковую трубку. Вместе с тем, нередко регистрируются случаи, когда отдельные гастрохениды, в частности представители родов *Gastrochaena* и *Rocellaria*, внедряются в толщу раковины живых двустворчатых моллюсков, в том числе мидий, устриц, морского уха, гребешков и некоторых других. Иногда подобное заселение приводит к значительному снижению коммерческой ценности поражённых моллюсков, о чём будет сказано далее.

У мидий зарегистрированы представители рода *Gastrochaena* Spengler, 1793.

Род *Gastrochaena* Spengler, 1793

Некрупные моллюски; обладают удлинённо-клиновидной раковиной, суженной в передней части. Слабо выступающие макушки сильно

сдвинуты вперёд. Поверхность раковины светлая, с концентрической скульптурой. Сифоны длинные, сросшиеся. Задний мускульный отпечаток крупнее переднего. Нога без протрактора. В мантии имеются специальные железы, выделяющие особый кислый секрет, используемый гастрохенами для сверления известкового субстрата.

В естественных условиях гастрохены обычно живут в норках, просверленных ими в прибрежных камнях, выставив наружу сросшиеся сифоны, одетые известковой трубкой. Однако один вид – *Gastrochaena dubia* (Pennant, 1777) довольно часто поселяется внутри створок двустворчатых моллюсков, в том числе мидий и венусов (*Venus*), используя их как обычный субстрат.

***Gastrochaena dubia* (Pennant, 1777) –**
гастрохена сомнительная (рис. 21, 22)

Син.: *Mya dubia* Pennant, 1777

Историческая справка. Этот вид первоначально был описан как представитель рода *Mya* L., 1758. В настоящее время данный род является типовым в семействе Myidae Lamarck, 1809, а *Mya dubia* перевели в род *Gastrochaena*. Замечу, что оба семейства – и Gastrochaenidae, и Myidae – входят в составе разных надсемейств в один отряд Myoidea Stoliczka, 1870.

Описание. Моллюски небольших размеров, их длина достигает 30 мм, хотя чаще в сборах присутствуют особи длиной от 13 до 29 мм. Длина раковины у этого вида моллюсков в Чёрном море не превышает 20 мм, высота – 10, ширина – 8 мм (Определитель..., 1972). Раковина тонкостенная, клиновидно-овальная, в передней части суженная, задний конец усечён и слегка закруглён. Наружная поверхность с тонкими концентрическими рёбрышками. Окраска светлая, однородно белая, иногда с лёгким желтоватым оттенком, лигамент ржаво-бурого цвета.

Задний мускульный отпечаток округло-четырёхугольной формы, передний отпечаток овальный и намного меньше заднего. Мантийная линия с узким, заострённым синусом, достигающим до половины длины раковины.

Биология. Развитие гастрохен происходит со стадией планктонной личинки. Осевшие на подходящий субстрат личинки сразу же начинают высверливать в нём норку, в которой и поселяются. У

черноморских гастрохен длина норок небольшая и обычно не превышает 20 мм, а количество моллюсков на одном квадратном метре субстрата может достигать 400 экз. (Лебедев, 1972).

Гастрохены относятся к моллюскам-фильтраторам., т.е. питаются, профильтровывая воду, содержащую пищевые частицы, через жабры. Таким образом, в определённой степени они могут выступать конкурентами тех моллюсков, в толще раковины которых поселяются.



Рис. 21 Раковина *Gastrochaena dubia* (вверху – наружная поверхность, внизу – внутренняя поверхность)



Рис. 22 *Gastrochaena dubia* с брюшного края раковины (из: Picton, Morrow, 2005)

Распространение. *Gastrochaena dubia* встречается вдоль атлантических берегов Европы и Африки; на севере доходит до западного побережья Ирландии, а на юге – до Анголы. Известен этот моллюск также в Средиземном, Адриатическом, Эгейском, Мраморном и Чёрном морях, где обитает в основном на небольших глубинах, заселяя прибрежные камни и скалы. Единственное сообщение о его находке в створках мидий содержится в коллективной монографии по паразитам и болезням этого моллюска в Чёрном море (Гаевская и др., 1990а). В 1986 г. в районе мыса Б. Утриш (побережье Кавказа) сотрудниками Одесского филиала ИнБЮМ НАН Украины в раковинах мидий были обнаружены очень мелкие гастрохены, размером до 4 мм. Они располагались в отверстиях-норках, проделанных ими в толще створок мидий. Не исключено, что подобное явление в Чёрном море встречается чаще, что подтверждается приведённым ниже примером с заселением гастрохенами венусов, и потому требует дальнейшего исследования

Хозяйственное значение. Заселение толщи раковины моллюсков гастрохенами не проходит для них бесследно. У поражённых мидий на внутренней поверхности створок в месте проникновения непрошенного вселенца наблюдалось усиленное отложение кальция и образование характерных округлых возвышений диаметром до 10 мм и высотой до 5 мм (рис. 23).

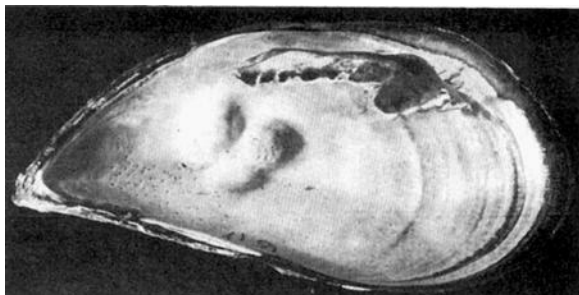


Рис. 23 Аномальные образования на створке мидии, вызванные проникновением сверлящих моллюсков (из: Гаевская и др., 1990а)

Надо полагать, что и для других двустворок, в раковинах которых может поселиться гастрохена, этот процесс будет иметь негативные последствия. Следующий пример является наглядным тому свидетельством.

С августа 2003 по июль 2004 гг. в канале, соединяющем лагуну Бизерты (Тунис) с морем, собирались для обследования двусторчатые моллюски – венусы (*Venus verrucosa* L., 1758)¹⁶. Всего было исследовано 1440 моллюсков. У 6 венусов из 240 (2.5 %), исследованных в феврале – марте 2004 г., исследователи обнаружили *G. dubia*, поселившихся внутри полости, образовавшейся в створках их раковины в результате заселения гастрохенами (Trigui El-Menif et al., 2005). Полость соединялась с внешней средой через известковую трубку, продуцируемую гастрохеной, возле выхода сифонов хозяина. Размеры венусов колебались от 35 до 42 мм, гастрохен – от 15 до 29 мм, т.е. составляли половину и даже более половины размеров хозяина. Одного из поражённых моллюсков посадили в аквариум. Через 6 месяцев у него была отмечена деградация перламутрового слоя раковины. Размер гастрохены, поселившейся в нём, составлял 10.52 мм.

Авторы цитируемой работы предполагают, что прогрессирующая перфорация створок гастрохеной может привести к гибели моллюска-хозяина.

Паразиты и болезни. Сведениями о паразитах и/или болезнях гастрохены мы не располагаем.

Семейство Petricolidae Deshayes, 1831

В англоязычной литературе петриколиды известны как «rock borers», т.е. «сверлильщики скал, сверлильщики камней», в отечественной литературе их, как и гастрохенид, называют камнеточцами.

Моллюски этого семейства обладают округло- или удлинённо-овальной раковиной, со сравнительно мало выступающими, сдвинутыми вперёд макушками. Раковина зияет сзади. Скульптура радиальная или концентрическая, иногда она отсутствует. На правой створке располагаются два кардинальных зуба, на левой – три. Латеральные зубы отсутствуют. Лигament наружный, довольно короткий. Мускульных отпечатков два, почти равных. Мантия сросшаяся, с от-

¹⁶ Этот моллюск когда-то обитал и в Чёрном море и известен из четвертичных отложений данного водоёма. Предполагается, что он может быть обнаружен в живом состоянии в прибосфорском районе, т.к. и поныне живёт в Мраморном море (Определитель..., 1972).

верстием для небольшой ноги. Мантийная линия с глубоким синусом. Сифоны длинные, частично сросшиеся.

Типовой род – *Petricola* Lamarck, 1801.

Петриколиды, насчитывающие в своём составе 8 родов, обитают преимущественно в субтропических и тропических водах, поселяются на известняковых скалах, протравливая в них норы кислыми выделениями.

Род *Petricola* Lamarck, 1801

Раковина яйцевидной формы, с короткой, широкой и вздутой передней частью, задняя часть сужена и оттянута назад, в ней наблюдается зияние. Макушки широкие, выступают мало, сильно сдвинуты к переднему концу. Поверхность покрыта неправильными, радиальными, иногда бугорчатыми рёбрами. Кардинальные зубы короткие. Синус широкий и языковидный, на конце широко закруглён.

***Petricola lithophaga* (Retzius, 1786) –**

петрикола-камнеед (рис. 24, 25)

Син.: *Venus lithophaga* Retzius, 1786

Своё видовое название этот моллюск получил от особенностей его образа жизни (в переводе с латыни *lithophaga* означает камнеед), хотя камней эти моллюски, безусловно, не едят, но живут в проточенных ими норках, выставив наружу сифоны. Во 2-м томе «Жизни животных» (1988, с. 105) *P. lithophaga* описана под названием «черноморский камнеточец-петрикола».

Историческая справка. Впервые вид описан как представитель рода *Venus* L., 1758. В настоящее время этот род является типовым в семействе Veneridae Rafinesque, 1815. Оба семейства – и Petricolidae и Veneridae входят в один отряд Veneroida H. & A. Adams, 1856.

Описание. Форма раковины яйцевидная, с широкими, мало выступающими макушками; длина до 30 мм, высота 20, ширина 15; окраска грязно-белая. Поверхность раковины покрыта очень тонкими и частыми радиальными рёбрышками, более чёткими в задней части створок. Радиальные кольца раковины пересекают кольца роста, как насечки напильника. Два зуба правой стороны почти параллельны и

направлены косо назад, задний из них раздвоенный и более толстый. На левой створке центральный зуб наиболее толстый, а передний и задний зубы недоразвиты и более тонкие. Мускульные отпечатки округлые, передний несколько более вытянут, чем задний. Широкоязыковидный синус заходит за середину раковины.



Рис. 24 *Petricola lithophaga*
(из: http://www.thais.it/conchiglie/mediterraneo/schede/sc_00483_uk.htm)



Рис. 25 *Petricola lithophaga* в норке, проделанной в скале (из: <http://www.marmenor.org/fauna/pet-lit.html>)

Биология. Развитие *P. lithophaga* происходит со стадией
планктонной личинки. После опус-

кания личинки на твёрдый субстрат, она начинает внедряться в него. В этом процессе участвует не только твёрдая ребристая раковина, но и кислый, растворяющий известняк секрет, выделяемый этим моллюском. При этом пересекающие кольца роста многочисленные тонкие радиальные рёбра раковины, на которых расположены маленькие бугорки, работают как насечки напильника, а задние ретракторы ноги движут раковину вперёд – поперёк неглубокой и сжатой с боков норки. Медленно, слой за слоем, моллюск соскабливает породу, постепенно погружаясь в протачиваемый им ход. По мере роста моллюска размеры полости его норки увеличиваются, но входное отверстие остаётся прежним, что защищает моллюска от возможных врагов, но петрикола в конечном итоге оказывается пожизненно заключённой в собственном жилище. Местами эти моллюски встречаются в таком количестве, что все прибрежные скалы оказываются буквально источенными ими.

Распространение. *P. lithophaga* распространена вдоль атлантических берегов Европы и Африки; на севере доходит до Англии. Встречается также в Средиземном и Чёрном морях.

Моллюски обитают в литоральной зоне на небольших глубинах. Обнаружены у мидий кавказского побережья в 1986 г. (Гаевская и др., 1990а), одновременно с описанной выше *Gastrochaena dubia*.

Хозяйственное значение. Реакция черноморских моллюсков на вторжение петриколы была аналогична таковой на их поражение гастрохеной (см. выше).

Паразиты и болезни. Сведениями о паразитах и/или болезнях петриколы мы не располагаем.

Семейство Pholadidae Lamarck, 1809

В англоязычной литературе моллюски этого семейства получили название «Piddock clams». Перевести словосочетание «piddock» на русский язык весьма затруднительно, и, видимо, по этой причине в русскоязычной литературе их, также как и петриколид, называют камнеточцами, или же по названию семейства – фоладидами, и даже фоладами.

Фоладиды – довольно крупные моллюски. Их длина может достигать 12 см. Они обладают удлинённой, реже коротковальной, крепкой раковиной, зияющей спереди и сзади, со сдвинутыми вперёд

(реже назад) макушками. Наружная поверхность раковины с радиальными и концентрическими рёбрами, иногда бугорчатая или чешуйчатая. Макушки и примакушечная область покрыты пластинками, имеющими специальные обозначения: протоплак (одиночная или двойная пластинка впереди макушек), мезоплак (одиночная или двойная пластинка за протоплаком), метаплак (одиночная пластинка, протянувшаяся назад от примакушечной области). Кроме перечисленных пластинок, у фоладид могут быть также гипоплак (двойная пластинка с брюшной стороны) и сифоноплак (пластинки, прикрывающие сифон). Зубы на замке отсутствуют. Замочная площадка отвёрнута на макушки, на ней прикрепляется передний аддуктор. Задний аддуктор прикрепляется на овальном участке недалеко от заднего конца створки. Сокращение переднего мускула раскрывает раковину сзади, заднего – спереди, т.е. эти мышцы работают как антагонисты. Лигамент отсутствует, благодаря чему резко повышается взаимная подвижность створок. Сифоны мощные, длинные, сросшиеся, нередко снабжены плотным периостракумом. Нога короткая, хорошо развитая, без биссуса: её мощные мышцы прикреплены к апофизам, – острым ножевидным выступам внутри створок.

Pholadidae – довольно обширное семейство, в его составе известен 21 род. Типовой род – *Pholas* L., 1758.

Фоладиды обитают в тропических и умеренных широтах. Поселяются на выходах мягких пород вдоль берегов, просверливая в грунте глубокие норы. Для сверления очень существенно, что мышцы-замыкатели сокращаются поочерёдно, а не одновременно, как у остальных двустворчатых моллюсков. Благодаря таким движениям, створки раковины попеременно раскачиваются вверх-вниз и по дуге назад, в результате чего норка рассверливается в глубину, а концентрические морщины задней части раковины и сифоны отшлифовывают её узкий задний край. Короткая нога с расширенной подошвой служит для фиксации моллюска к стенке норки во время сверления. Поскольку норка в сечении круглая, а моллюск – овальный, то он постепенно меняет положение ноги, сдвигая её по часовой стрелке. В итоге за какое-то время животное совершает полный оборот вокруг продольной оси.

Среди Pholadidae известен один род – *Penitella* Valenciennes, 1846, представители которого обычно внедряются в раковину раз-

личных моллюсков. Зарегистрированы они и у калифорнийской мидии.

Род *Penitella* Valenciennes, 1846

Моллюсков данного рода называют «морское сверло» (Лебедев, 1972). Их размеры колеблются от 2.5 см (*P. conradi* Valenciennes, 1846) до 5.5 см (*P. turnerae* Evans et Fisher, 1966) и даже 8 см [*P. penita* (Conrad, 1837)]. Передняя сверлящая часть створок отделена от остального участка желобком (рис. 24). На обеих створках изнутри под макушками имеется апофиза (apophysis) – отросток, служащий для прикрепления ножного мускула. Сифоноплакс имеется или отсутствует. Сифон гладкий или слегка шероховатый. В составе рода 9 видов.

Живут пенителлы в сланцах, глинах, ракушечнике. Осевшая молодь в течение 6 – 8 ч обрабатывает место своего поселения выделениями мантийного края, а затем очищает её зубчиками раковины. Во время этой процедуры за час моллюск совершает 24 движения, в итоге за 2 месяца моллюск делает стартовую норку глубиной 1.5 мм. В дальнейшем взрослые особи углубляют свою норку на 30 – 40 мм в год (Зацепин и др., 1988).

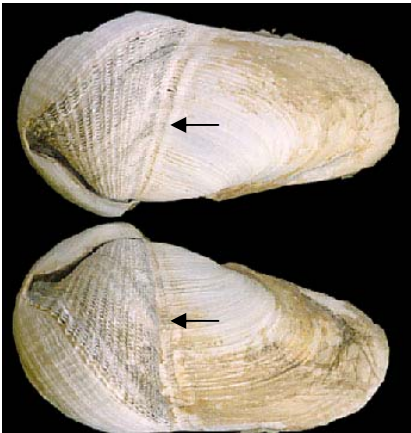


Рис. 26 *Penitella kamakurensis* (Yokoyama, 1922) – внешний вид раковины (длина раковины 52 мм) (из: shell.kwansei.ac.jp/~shell/pic_book/data/12/r001116.html)

(стрелка указывает на желобок, отделяющий сверлящую часть раковины от остального участка)

Среди представителей пенителл один вид – *Penitella conradi* Valenciennes, 1846 довольно часто поселяется в створках раковин живых моллюсков, прежде всего, морского уха, а также калифорнийской мидии.

Penitella conradi Valenciennes, 1846 –
пенителла Конрада

В англоязычной литературе этого моллюска называют «Abalone piddock», поскольку его основной жертвой являются представители рода *Haliotis* (на английском языке род называется «abalone» – морское ухо), в раковине которых и поселяется пенителла.

Историческая справка. Вид назван в честь Т. А. Конрада (Т. А. Conrad) из Смитсоновского института (Smithsonian Inst., США), известного геолога и исследователя моллюсков и ракообразных, жившего в 19-м столетии.

Описание. Некрупные моллюски, длиной до 2.5 см. Сверлящая часть каждой створки занимает менее половины площади створки. Створки с толстой, похожей на щит пластинкой (протопластом), расположенной дорсально к сверлящему участку. У полностью развитых особей антеро-вентральное зияние закрывается наростом. Задние, сифональные, края створок зрелых особей с неэластичным сифонопластом, ограниченным известковыми гранулами. Сифоны гладкие.

Биология. За исключением той информации, которая приведена выше при характеристике собственно рода *Penitella*, более конкретных сведений применительно к описываемому виду найти не удалось.

Распространение. *P. conradi* обнаружена у калифорнийской мидии. Ареал этого вида включает Калифорнийский залив, где его регистрируют как в США, так и в Мексике.

Хозяйственное значение. Найти в литературе какую-либо информацию относительно негативных последствий поселения *P. conradi* в мидиях не удалось. Возможно, что никто просто не обращал внимания на возможность поселения этих моллюсков в мидиях. Однако встретилось несколько примеров, свидетельствующих о разрушении створок у другого моллюска – морского уха в результате поселения в них данного «квартиранта», причём подобные случаи не являются редкостью. Приводимый ниже рисунок (рис. 27), привлёкший моё внимание на одном из сайтов (www.amnh.org/learn/musings/FS01/mb.htm), весьма наглядно иллюстрирует сказанное.



Рис. 27 Поперечный срез через раковину красного морского уха с блистером (из: www.amnh.org/learn/musings/FS01/mb.htm),

На фотографии представлен поперечный срез через раковину красного морского уха (*Haliotis rufescens* Swainson, 1822), на котором виден жемчужный блистер, сформировавшийся вокруг пенителлы *P. conradi*, проникшей в раковину снаружи. После гибели вселенца в образовавшейся полости поселился другой мелкий двустворчатый моллюск – *Hiatella solida* (Sowerby, 1834), ведущий сидячий образ жизни.

Паразиты и болезни. Сведениями о паразитах и/или болезнях пенителлы мы не располагаем.

ГЛАВА 2, или ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ материалов, изложенных в главе 1, позволяет сделать следующие краткие выводы.

Фауна моллюсков, в той или иной степени связанных с мидиями и так или иначе влияющих на их жизнедеятельность, численность и распределение, не очень богата. На всём протяжении Мирового океана и его морей таковых выявлено 12 видов из двух классов – брюхоногих и двустворчатых моллюсков. Гастроподы представлены 9 видами из 6 родов 3 семейств, двустворки – 3 видами из 3 родов 3 семейств. Среди первых встречаются как паразитические формы (представители двух родов пирамиделлид), так и хищники (три рода мурицид) или поселенцы (один род из семейства крепидулид), резко ухудшающие условия обитания мидий. Среди двустворок нет форм, питающихся мидиями или паразитирующих у них; все три вида используют толщу раковины этих моллюсков в качестве субстрата для поселения. Тем не менее, подобное «квартиранство», как мы видели, не проходит бесследно для заселённых моллюсков.

Безусловно, круг моллюсков – врагов мидий гораздо шире. Прежде всего, речь идёт о хищниках. Но для многих из них мидия – или случайный, наряду со многими другими, объект питания, или численность самих хищников не столь велика, чтобы представлять угрозу для этих моллюсков. Вполне естественно, что информация о них не вошла в данную книгу, т.к. иначе следовало бы описывать и других хищников, которые могут питаться, и питаются, мидиями, например, мурициды родов *Ocenebra* или же *Thais* Röding, 1798. Это – обычные, устойчивые во времени и пространстве трофические связи, существующие в морских сообществах на протяжении длительного исторического времени. Численность хищников и их жертв в таких сообществах находится в определённом равновесном состоянии. Более того, в ряде случаев численность тех или иных видов местных гастропод, питающихся мидиями, в последние годы значительно снижается под влиянием вселившихся в тот или иной район видов-вселенцев. На стр. 29 уже приводился пример, иллюстрирую-

щий снижение численности хищной *Ocenebra erinacea* у атлантических берегов Франции в результате появления здесь дальневосточного вселенца *Ocenebrella inornatus*. В водах Англии (см. стр. 52) вселившийся сюда устричный сверлильщик *Urosalpinx cinerea* вытесняет аборигенные виды хищных гастропод *O. erinacea* и *Nucella lapillus*. Все перечисленные виды также могут питаться, и питаются, мидией, но не со столь резкими негативными последствиями для численности этого моллюска, в отличие от выше упомянутых вселенцев.

Анализ материала, вошедшего в 1-й главу, наводит на определённые размышления. Фактически истинными врагами мидий становятся только те виды, которые появляются в районах обитания этих моллюсков из других регионов Мирового океана, т.е. являются «иностранцами» в местной фауне. Таковы, например, атлантическое блюдечко, оцинебрелла простая, рапана жилковатая и устричный сверлильщик, материал о которых включён в данную книгу. Все эти хищные моллюски, отличающиеся высокой экологической пластичностью, в разное время появились в водах Европы, и именно здесь они стали представлять серьёзную угрозу для местных поселений мидий. Например, мне ни разу не встретилась информация о том, что рапана жилковатая «уничтожила» поселения мидий на Дальнем Востоке. Напротив, этого моллюска даже включили в список охраняемых видов в Приморье. В то же время, вспомним историю вселения рапаны в Чёрное море и те негативные последствия, к которым оно привело. Столь же показателен пример с атлантическим блюдечком. В нативном ареале – у восточных берегов Северной Америки – он не представляет угрозы для местной донной фауны, тогда как его появление и распространение вдоль берегов Европы, сопровождающееся, к тому же, резким увеличением численности, отрицательно сказывается на обитателях дна, в том числе и мидиях. У себя на родине численность подобных видов находится в определённом равновесном состоянии, которое регулируется, в том числе, и врагами этих моллюсков. Например, на Дальнем Востоке, рапаной активно питаются морские звёзды.

Следовательно, ещё раз подтверждается тезис о том, что появление видов-вселенцев очень часто несёт с собой угрозу для мест-

ной фауны, а потому изучению биологии таких видов в новых для них регионах следует уделять самое серьезное внимание.

Что касается средиземноморской мидии, обитающей в Чёрном море, то здесь у неё зарегистрировано всего два вида паразитических пирамиделлид (Гаевская и др., 1990а), а также хищная рапана, активно питающаяся этими моллюсками, и два вида двустворок, использующих створки раковин мидий в качестве субстрата для поселения. Безусловно, наибольший вред мидийным поселениям в этом водоёме нанесла рапана, в результате хищничества которой резко сократилась численность популяций многих черноморских двустворок, и, прежде всего, устриц, мидий и морских раковин. Справедливо очевидно, что более углублённые исследования фауны моллюсков, так или иначе связанных с мидийными сообществами в Чёрном море или с самими черноморскими мидиями, должны расширить наши представления о ней. Надеюсь, что настоящая книга поможет исследователям сориентироваться в данном вопросе.

Литература

- Большая Советская Энциклопедия*. – М.: Изд-во «Советская Энциклопедия», 1973. – **11**. – С. 831.
- Гаевская А. В.* Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). I. Простейшие (Protozoa). – Севастополь, ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – 101 с.
- Гаевская А. В., Губанов В. В., Мачкевский В. К.* и др. Паразиты, комменсалы и болезни черноморской мидии. – Киев: Наук. думка, 1990а. – 132 с.
- Гаевская А. В., Солонченко А. И., Лобанова Т. М.* Симбионты, обрастатели и вредители черноморских мидий. – Симферополь: Редотдел Крымского облполиграфиздата, 1990б. – 20 с.
- Гудимович П. К.* Новый моллюск «рапана» в Чёрном море // *Природа*. – 1950. – № 6. – С. 80 – 81.
- Долгих А. В.* Гельминтологическое исследование моллюсков крымского побережья Черного моря // *Проблемы паразитологии*. – Киев: Наук. думка, 1963. – С. 187 – 189.
- Долгих А. В.* О зараженности различных возрастных групп черноморских моллюсков *Mytilus galloprovincialis* Lmk. и *Venus gallina* L. личинками трематод // *Мат. научн. конф. Всесоюз. общества гельминтологов*. – М., 1964. – Ч.1. – С. 99 – 102.
- Долгих А. В.* Зависимость зараженности черноморских моллюсков от наличия окончательных хозяев трематод // *Работы по паразитофауне юго-запада СССР*. – Кишинев, 1965. – С. 52 – 54.
- Долгих А. В.* Личинки трематод – паразиты моллюсков крымского побережья Чёрного моря: Автореф. дисс. .. канд. биол. наук. – Севастополь – Львов, 1965. – 20 с.
- Драпкин Е. И.* О влиянии рапаны *Rapana bezoar* (Mollusca, Muricidae) на фауну Чёрного моря // *Докл. АН СССР*. – 1963. – **15**, № 3. – С. 700.
- Жизнь животных* / под ред. Р. К. Пастернак. – 2-е изд., перераб. – М.: Просвещение, 1988. – **2**. – С. 5 – 145.
- Зацепин В. И., Филатова З. А., Шилейко А. А.* Класс двустворчатые моллюски // *Жизнь животных*. Т. 2. – М.: Просвещение, 1988. – С. 90, 105, 109.
- Зеликман Э. А.* Некоторые эколого-паразитологические связи на литорали северной части Кандалакшского залива: Автореф. дисс.... канд. биол. наук. – Мурманский морск. биол. ин-т. – 1954. – 24 с.
- Зеликман Э. А.* Некоторые эколого-паразитологические связи на литорали северной части Кандалакшского залива // *Жизненные циклы паразитических червей северных морей: Труды Мурманского морского биологического института*. – 1966. – Вып. 10 (14). – С. 7 – 77.

(Золотарёв В. Н.) Zolotarev V. The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusk species // P. S. Z. N. I: Mar. Ecol. – 1996. – 17, 1 – 3. – P. 227 – 236.

Золотарёв П. Н., Литвиненко Н. М., Терентьев А. С. Современное состояние запасов рапаны у черноморского побережья Крыма // Основные результаты комплексных исследований ЮгНИРО в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане в 1995 году: Тр. ЮгНИРО. – 1996. – 42. – С.159 – 161.

Лебедев Е. М. О морских камнеточцах в Чёрном и Азовском морях // Проблемы биологических повреждений и обрастаний материалов, изделий и сооружений. – М.: Наука, 1972. – С. 163 – 173.

Мачкевский В. К. Биология и экология трематоды *Proctoeces maculatus* – паразита черноморских мидий: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М., 1984. – 24 с.

Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1972. – 3. – С. 131 – 134.

Рыбаков А. В. Паразиты и комменсалы промысловых моллюсков в заливе Петра Великого Японского моря. – Владивосток: Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, 1986. – Препринт № 15. – 36 с.

Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Под ред В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской; НАН Украины, Институт биологии южных морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 214.

Холодковская Е. В. Фауна паразитов и комменсалов мидии в северо-западной части Чёрного моря (систематика, экология, практическое значение): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М., 1989. – 18 с.

Чубрик Г. К. О жизненном цикле рыбьего сосальщика *Prosorhynchus squamatus* Odhner, 1905 // Докл АН СССР. – 1952. – 83, 2. – С. 327 – 329.

Чубрик Г. К. Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей // Жизненные циклы паразитических червей северных морей: Труды Мурманского морского биологического института. – 1966. – Вып. 10 (14). – С. 78 – 166.

Чухчин В. Д. Функциональная морфология рапаны. – Киев: Наук. думка, 1970. – 138 с.

Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1984. – 176 с.

Эберзин А. Г. Об изменении состава черноморской конхилиофауны в связи с инвазией *Rapana* и о значении этого явления для палеонтологии // Докл. АН СССР. – 1951. – 79, 5. – С. 871 – 873.

Allen J. F. Feeding habits of two species of *Odostomia* // Nautilus. – 1958. – 72. – P. 11 – 15.

Alpbaz A., Temelli B. A review of the molluscan fisheries of Turkey // NOAA Techn. Rep. NMFS. – 1997. – **129**. – P. 227 – 232.

Anderson R. S., Beaven A. E. A comparative study of anti-*Perkinsus* activity in bivalve sera // J. Shellfish Res. – 2001. – **20**, no. 3. – P. 1011 – 1017.

Barash A., Danin Z. Addition to the knowledge of Indo-Pacific Mollusca in the Mediterranean // Conchiglie. – 1977. – **13**, 5-6. – P. 85 – 116.

Barnes R. S. K., Coughlan J., Holmes N. J. A preliminary survey of the macroscopic bottom fauna of the Solent, with particular reference to *Crepidula fornicata* and *Ostrea edulis* // Proc. Malacol. Soc. – 1973. – **40**. – P. 253 – 275.

Blanchard M. Spread of the slipper limpet *Crepidula fornicata* (L., 1758) in Europe. Current state and consequences // Scientia Marina. – 1997. – **61** (suppl. 2). – P. 109 – 118.

Bower S. M. Synopsis of infectious diseases and parasites of commercially exploited shellfish [Online: <http://www-sci.pac.dfo-mpo.gc.ca/shelldis/pages/>].

Bower S. M. Update on emerging abalone diseases and techniques for health assessment // J. Shellfish Res. – 2003. – **22**, 3. – P. 805 – 810.

Brands S. L. (comp.) Systema Naturae 2000. Universal Taxonomic Services. – Amsterdam, The Netherlands, 1989 – 2005. [Online: <http://sn2000.taxonomy.nl/>]

Canestri-Trotti G. C., Baccarani E. M., Paesanti F., Turolla E. Infezioni parassitarie in mitili (*Mytilus galloprovincialis*) provenienti da Goro (Ferrara – Nord Adriatico – Italia) // Boll. Soc. Ital. Patol. Ittica. – 1999. – **11**, no. 28. – P. 40 – 48.

Carballa M. J., Villalba A., Lopez C. Seasonal variation and effect of age, food availability, size, gonadal development, and parasitism on the hemogram of *Mytilus galloprovincialis* // J. Invert. Path. – 1998. – **72**, no. 3. – P. 304 – 312.

Carlton J. T. Introduced marine and estuarine mollusks of North America: an end-of-the-20th-century perspective. – J. Shellfish Res. – 1992. – **11**, 2. – P. 489 – 505.

Cesari P., Pellizzato M. Colonization of the Adriatic Sea and the Venice Lagoon by *Rapana venosa* (Valenciennes) // Lavori Soc. Venez. Sci. Nat. – 1985. – **10**. – P. 3 – 16.

Chung E., Kim S., Kim Y. Reproductive ecology of the purple shell, *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae), with special reference to the reproductive cycle, depositions of egg capsules and hatchings of larvae // Korean J. Malacol. – 1993. – **9**, 2. – P. 1 – 15.

Chung E. Y., Kim S. Y., Park K. H., Park G. M. Sexual maturation, spawning, and deposition of the egg capsules of the female purple shell, *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) // Malacologia. – 2002. – **44**, 1. – P. 241 – 257.

Clanzig S. Introduction récente d'invertébrés dans les lagunes Méditerranéennes du Languedoc-Roussillon (France) // Bull. Soc. Zool. Fr. – 1989. – **114**, 3. – P. 151 – 152.

Clark K. Host texture preference of an ectoparasitic opisthobranch, *Odostomia columbiana* Dall et Bartsch, 1909 // Veliger. – 1971. – **14**, 1. – P. 54 – 56.

Coe W. R. Conditions influencing change of sex in mollusks of the genus *Crepidula* // J. Exp. Zool. – 1938. – **77**. – P. 401 – 424.

Cohen A. N. Guide to the Exotic Species of San Francisco Bay. San Francisco Estuary Institute, Oakland, CA. – 2005. – www.exoticguide.org

Cole H. A. The American whelk tingle, *Urosalpinx cinerea* (Say), on British oyster beds // J. Mar. biol. Ass. U. K. – 1942. – **25**, no. 3. – P. 477 – 508.

Cole H. A., Hancock D. A. *Odostomia* as a pest of oysters and mussels // J. Mar. biol. Ass. U. K. – 1955. – **34**, no. 1. – P. 25 – 31.

Conklin E. G. The embryology of *Crepidula* // J. Morphol. – 1897. – **13**. – P. 1 – 226.

Da Ros L. Indagine parassitologica su *Mytilus galloprovincialis* Lmk. allevato in Laguna di Venezia // Oebalia. – 1985. – **11**, no. 3. – P. 809 – 811.

De Montaudouin X., Sauriau P. G. The proliferating Gastropoda *Crepidula fornicata* may stimulate macrozoobenthic diversity // J. Mar. biol. Ass. U. K. – 1999. – **79**. – P. 1069 – 1077.

Dethlefsen V. Zur Parasitologie der Miesmuschel (*Mytilus edulis* L.) // Ber. deutsch. wiss. Komm. Meeresforsch. – 1972. – **22**. – P. 344 – 371.

Diederich S., Thielges D., Reise K. Are invasions predictable? American slipper limpets (*Crepidula fornicata*) and pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in the Northern Wadden Sea (North Sea, Europe) // 3rd National Conf. On Marine Bioinvasions, La Jolla, California, March 16-19, 2003: Abstracts. – P. 28.

Dupont L., Jollivet D., Viard F. High genetic diversity and ephemeral drift effects in a successful introduced mollusk (*Crepidula fornicata*: Gastropoda) // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 2003. – **253**. – P. 183 – 195.

Federighi H. Studies on the oyster drill (*Urosalpinx cinerea* Say) // Bull. U. S. Bur. Fish. – 1931. – **47**, 1. – P. 85 – 115.

Figueras A. J., Jardón C. F., Caldas J. R. Diseases and parasites of rafted mussels (*Mytilus galloprovincialis*): preliminary results // Aquaculture. – 1991. – **99**, no. 1. – P. 17 – 33.

Fischer-Piette E. *Rapana bezoar* Linné sur la côte turque de la Mer Noire // Istanbul Üniversitesi Fen Fakültesi Hidrobiyoloji Araştırma Enstitüsü Yayınlarından. (B). – 1960. – **5** (1-2).

Fisheries Sector Review – Bulgaria // Technical Information in Food & Fisheries Policy & Development. – MegaPesca Lda, Portugal, 2005. – 57 pp.

Fretter V., Graham A. The structure and mode of life of the Pyramidellidae, parasitic opisthobranchs // J. Mar. biol. Ass. U. K. – 1949. – **28**, no. 2. – P. 493 – 532.

Fretter V., Graham A., Andrews E. B. The prosobranch molluscs of Britain and Denmark. Part 9 – Pyramidellacea // J. Molluscan Studies. – Suppl. 16. – 1986. – P. 557 – 649.

Fuentes J., Lopez J., Mosquera E. Et al. Growth, mortality, pathological conditions and protein expression of *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis* crosses cultured in the Ria de Arousa (NW of Spain) // Aquaculture. – 2002. – **213**, no. 1 – 4. – P. 233 – 251.

Garcia-Meunier P., Martel C., Pigeot J., Chevalier G. et al. Human impact and marine bioinvasions: setting genetic analysis of the Japanese oyster drill, *Ocenebrellus inornatus* (Récluz, 1851), recently introduced into French Atlantic coasts // 2nd Internat. Conf. On Marine Bioinvasions, New Orleans, LA, April 9 – 11, 2001: Abstracts. – 2001.

Garcia-Meunier P., Martel C., Pigeot J., Chevalier G. et al. Recent invasion of the Japanese oyster drill along the French Atlantic coast: identification of specific molecular markers that differentiate Japanese, *Ocenebrellus inornatus*, and European, *Ocenebra erinacea*, oyster drills // Aquat. Living Resour. – 2002. – **15**, 1. – P. 67 – 71.

Garcia-Meunier P., Martel C., Trichet C. Comparisons of demographic features of an invasive species, *Ocenebrellus inornatus*, versus an indigenous species, *Ocenebra erinacea* // 3d Internat. Conf. On Marine Bioinvasions, La Jolla, California, March 16 – 19, 2003: Proceedings. – 2003. – P. 43.

Ghisotti F. *Rapana venosa* (Valensiennes), nuova ospite Adriatica? // Conchiglie. – 1974. – **10**. – P. 125 – 126.

Gibbs P. E., Spencer B. E., Pascoe P. L. The American oyster drill, *Urosalpinx cinerea* (Gastropoda): evidence of decline in an imposex-affected population (R. Blackwater, Essex) // J. Mar. biol. Ass. U. K. – 1991. – **71**, no. 4. – P. 827 – 838.

Hancock D. A. The destruction of oyster spat by *Urosalpinx cinerea* (Say) on Essex oyster beds // J. Conseil Intern. Explor. Mer. – 1954. – **20**. – P. 186 – 196.

Hanks J. E. The rate of feeding of the common oyster drill, *Urosalpinx cinerea* (Say), at controlled water temperature // Biol. Bull. – 1957. – **112**. – P. 330 – 335.

Harding J. M., Mann R. Habitat and prey preferences of Veined Rapa Whelk (*Rapana venosa*) in the Chesapeake Bay: Direct and indirect trophic consequences // 1st National Conf. On Marine Bioinvasions, Cambridge, Massachusetts, January 24-27, 1999: Abstracts. – 1999a.

Harding J. M., Mann R. Observations on the biology of the veined Rapa whelk, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Chesapeake Bay // J. Shellfish Res. – 1999b. – **18**, 1. – P. 9 – 17.

ITIS Report – Integrated Taxonomic Information System ITIS * North America // http://www.cbif.gc.ca/pls/itisca/taxastep?king=every&p_action=containing&taxa

Ito K., Asakawa M., Beppu R., Takayama H., Miyazawa K. PSP-toxicification of the carnivorous gastropod *Rapana venosa* inhabiting the estuary of Nikon River, Hiroshima Bay, Hiroshima Prefecture, Japan // Mar. Poll. Bull. – 2004. – **48**, 11-12. – P. 1116 – 1121.

Kerckhof F., Vink R. J., Nieweg D. C., Post J. J. N. The veined Whelk *Rapana venosa* has reached the North Sea // Aquatic Invasions. – 2006. – **1**, 1. – P. 35 – 37.

Koutsoubas D., Voultziadou-Koukoura E. The occurrence of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Thaididae) in the Aegean Sea // Boll. Malacol. – 1991. – **26**, 10-12. – P. 201 – 204.

Lauckner G. Diseases of Mollusca: Bivalvia / Diseases of marine animals. – Edit. O. Kinne. – **II**. – Biol. Anst. Helgoland, Hamburg, FRG, 1983. – P.

Le Pape O., Guérault D., Désaunay Y. Effect of an invasive mollusk, American slipper limpet *Crepidula fornicata*, on habitat suitability for juvenile common sole *Solea solea* in the Bay of Biscay // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 2004. – **277**. – P. 107 – 115.

Mann R., Harding J. M. Variability in larval development of Veined Rapa Whelk *Rapana venosa* from Chesapeake Bay, USA: Implications for ecological success in local habitats // 4th Intern. Larval Biology Conf., Santa Cruz, California, June 24 – 28, 2000: Abstracts. – 2000a.

Mann R., Harding J. M. Invasions of the North American Atlantic coast by a large predatory Asian mollusk // Biological Invasions. – 2000b. – **2**, 1. – P. 7 – 22.

Mann R., Harding J. M. Veined Rapa Whelk (*Rapana venosa*) in the Chesapeake Bay: Current status and preliminary reports on larval growth and development // National Shellfisheries Association Annual meeting in Seattle, Washington, April, 2000: Abstracts. – 2000.

Mann R., Harding J. M. Salinity tolerance of larval *Rapana venosa*: Implications for dispersal and establishment of an invading predatory gastropod on the North American Atlantic coast // Biol. Bull. – 2003. – **204**, 1. – P. 96 – 103

Mann R., Occhipinti A., Harding J. M. ICES special advisory report on the current status of invasions by the marine gastropod *Rapana venosa* // ICES Report of the Working Group on Introductions and Transfers of Marine Organisms, Gothenburg, Sweden, 20-22 March 2002, Copenhagen. – P. 117 – 134

Manual of Diagnostic Tests for Aquatic Animals. – 2003. – http://www.oie.int/eng/normes/fmanual/A_00041.htm

Marshall J. T. Additions to “British Conchology” (continued) // J. Conch. – 1899. – **9**. – P. 225 – 232.

Martel C., Viard F., Garcia-Meunier P. The use of mitochondrial DNA to infer scenario about the origin of the recent invasion by *Ocenebrellus inornatus* (Récluz, 1851) in France // 3d Internat. Conf. On Marine Bioinvasions, La Jolla, California, March 16 – 19, 2003: Proceedings. – 2003. – P. 86.

McFaden Y. M. T., Myers A. A. The life history and reproductive biology of *Odostomia eulimoides* (Gastropoda: Opisthobranchia) on the south coast of Ireland // J. Mar. biol. Ass. U. K. – 1989. – **69**, no. 1. – P. 65 – 80.

McLeon J. H. Odostomiine genera reconsidered: shell characters versus spermatophore characters // 68th Meeting of the American Malacological Society (Charleston, SC, August 3 – 7, 2002): Abstracts. – 2002. – P. 71.

Medcof J. C. A snail commensal with the soft-shell clam // J. Fish. Res. Bd. Canada. – 1948. – **7**, 5. – P. 219 – 220.

Minchin D., McGrath D., Duggan C. B. The slipper-limpet, *Crepidula fornicata* (L.), in Irish waters, with a review of its occurrence in the northeastern Atlantic // J. Conchol. – 1995. – **35**. – P. 247 – 254.

Mistakidis M. N. Quantitative studies of the bottom fauna of Essex oyster ground // Min. Agric. Fish., Fish. Invest., Ser. 2. – 1951. – **17**. – 6 p. (цит. по Hancock, 1954)

Moret K., Couturier C., Parsons G. J., Williams K. Monitoring shellfish health in Newfoundland: A preventive approach // J. Shellfish Research. – 1999. – **18**, no. 1. – P. 297 – 298.

Murie J. “Slipper Limpet” or “Boat Shell” (*Crepidula fornicata*): its introduction and influence on Kent and Essex Oyster Beds // Zoologist. – Ser. 4. – 1911. – **15**. – P. 401 – 415.

Myers P., Espinosa R., Parr C. S., Jones T., Hammond G. S., Dewey T. A. The Animal Diversity Web (online) // <http://animaldiversity.org>

Nelson D. A., Calabrese A., Greig R. A., Yevich P. P., Chang, S. Long-term silver effects on the marine gastropod *Crepidula fornicata* // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1983. – **12**. – P. 155 – 165.

Nieweg D. C., Post J. N. J., Vink R. J. *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae): a new invasive species in the North Sea // DEINSEA. – 2005. – **11**. – P. 169 – 174.

OBIS Indo-Pacific Molluscan Database {on-line
<http://data.acnatsci.org/obis/searchphp...>}

Orton J. H. An account of the natural history of the slipper-limpet (*Crepidula fornicata*), with some remarks on its occurrence on the oyster grounds of the Essex coast // J. Mar. biol. Ass. U. K. – 1912. – **9**. – P. 437 – 443.

Orton J. H. The recent extension in the distribution of the American Slipper Limpet, *Crepidula fornicata*, into Lyme Bay in the English Channel // Proc. Malacol. Soc. London. – 1950. – **28**. – P. 168 – 184.

Pastorino G., Penchaszadeh P.E., Schejter L., Bremec C. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Mollusca : Muricidae): A new gastropod in South Atlantic waters // J. Shellfish Research. – 2000. – 19. 2. – P. 897 – 899.

Pechenik J. A., Estrella M. S., Hammer K. Food limitation stimulates metamorphosis of competent larvae and alters postmetamorphic growth rate in the marine prosobranch gastropod *Crepidula fornicata* // Mar. Biol. – 1996. – **127**. – P. 267 – 275.

Pechenik J. A., Fried B., Simpkins H. L. *Crepidula fornicata* is not a first intermediate host for trematodes: who is? // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 2001. – **261**, 2 – P. 211 – 224.

Pelseneer P. Étologie de quelques *Odostomia* et d'un Monstrillide parasite de l'un d'eux // Bull. sci. Fr. Belg. – 1914. – **48**. – P. 1 – 14. .

Picton B.E., Morrow C.C. Encyclopedia of Marine Life of Britain and Ireland. – 2005. (<http://www.habitas.org.uk/marinelife/species.asp?item=W22450>)

Pollard D., Petherbridge R. Report on Port of Botany Bay introduced marine pest species survey // ew South Wales Fish. Final Rep. Ser. No. 40 30KB – 2002.

Pregenzer C. Survey of metazoan symbionts of *Mytilus edulis* (Mollusca: Pelecypoda) in southern Australia // Austr. J. Mar. Freshwater Res. – 1983. – **34**, 3. – P. 387 – 396.

Rayment W. J. *Crepidula fornicata*. Slipper limpet // Marine Life Information network: Biology and Sensitivity Key Information Sub-programme [on-line]. – 2005. – Mar. Biol. Ass. UK - <http://www.marlin.ac.uk/species/Crepidulafornicata.htm>

Rayyan A., Fotis G., Zenetou A., Chintiroglou Ch. S. Parasitic organisms of the cultivated mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) in Thermaikos Gulf // 7th Hellenic Symp. on Oceanography and Fisheries, Chersonissos, Greece, 6 – 9 May 2003: Abstr. – 2003. – P. 229.

Rayyan A., Photis G., Chintiroglou Ch. S. Metazoan parasite species in cultured mussel *Mytilus galloprovincialis* in the Thermaikos Gulf (North Aegen Sea, Greece) // Dis. aquat. Org. – 2004. – **58**, no. 1. – P. 55 – 62.

Riera P., Stal L. J., Nieuwenhuize J. $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^{15}\text{N}$ of co-occurring mollusks within a community dominated by *Crassostrea gigas* and *Crepidula fornicata* (Oosterschelde, The Netherlands) // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 2002. – **240**. – P. 291 – 295.

Robertson R. Gastropod host of an *Odostomia* // Nautilus. – 1957. – **70**. – P. 96 – 97.

Robertson R. Spermatophores of six eastern North American pyramidellid gastropods and their systematic significance (with the new genus *Boonea*) // Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole. – 1978. – **155**, no. 2. – P. 360 – 382.

Savini D., Castellazzi M., Favruzzo M., Occipinti-Ambrogi A. The alien mollusc *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae) in the Northern Adriatic Sea: population structure and shell morphology // Chemistry and Ecology. – 2004. – **20** (Suppl. 1). – P. 411 – 424.

Savini D., Harding J. M., Mann R. Experimental evaluation of *Rapana venosa* feeding rates preying on the bivalve *Mercenaria mercenaria* in the lower Chesapeake Bay, USA // 2nd National Conf. On Marine Bioinvasions, New Orleans, Louisiana, April 17-21, 2001: Abstracts.

Savini D., Harding J. M., Mann R. Rapa whelk, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) predation rates on hard clams *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758) // J. Shellfish Res. – 2002. – **21**, 2. – P. 777 – 779.

Scheltema A. H. Two gastropod hosts of the pyramellid gastropod, *Odostomia bisuturalis* // Nautilus. – 1965. – **79**, 1. – P. 7 – 10.

Smriglio C., Ciommei C., Mariotinni P. Molluschi del Mar Tirreno centrale. Contributo X. Osservazioni su due popolazioni di *Odostomia eulimoides* Hanley, 1844 // Boll. Malacol. – 1995. – **31**, 1-4. – P. 55 – 64.

Stearns R. E. *C. Urosalpinx cinereus* in San Francisco Bay // Nautilus. – 1894. – **8**, 1. – P. 13 – 14.

Stunkard H. W., Cable R. M. The life history of *Parorchis avitus* (Linton) a trematode from the cloaca of the gull // Biol. Bull. – 1932. – **62**, 3. – P. 328 – 338.

Stunkard H. W., Shaw C. R. The effect of dilution of sea water on the activity and longevity of certain marine cercariae, with description of two new species // Biol. Bull. – 1931. – **61**, 3. – P. 242 – 271.

Thieltges D. W. Impact of an invader: epizootic American slipper limpet *Crepidula fornicata* reduces survival and growth in European mussels // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 2005. – **286**. – P. 13 – 19.

Trigui El-Menif N., Guezzi Y., Le pennec M., Boumaiza M., Le Pennec G. Infestation of the clam *Venus verrucosa* by Sipunculoidea and the lithophagus bivalve, *Gastrochaena dubia* // Acta Adriatica. – 2005. – **46**, 1. – P. 83 – 90.

Turgeon D. D., Quinn J. F., Jr., Bogan A. E., Coan E. V., Hochberg F. G. et al. Common and scientific names of aquatic invertebrates from the United States and Canada: Mollusks. – 2nd ed. – American Fisheries Society Spec. Publ. 26. – 1998. – 526 p.

Villalba A., Mourelle S. G., Carballal M. J., López C. Symbionts and diseases of farmed mussels *Mytilus galloprovincialis* throughout the culture process in the Rías of Galicia (NW Spain) // Dis. aquat. Org. – 1997. – **31**, no. 2. – P. 127 – 139.

White M. E., Powell E. N., Wilson E. A., Ray S. M. The spatial distribution of *Perkinsus marinus*, a protozoan parasite, in relation to its oyster host (*Crassostrea virginica*) and an ectoparasitic gastropod (*Boonea impressa*) // J. Mar. biol. Ass. U. K. – 1989. – **69**, 3. – P. 703 – 717.

Zibrowius H. Ongoing modifications of the Mediterranean marine fauna and flora by the establishment of exotic species // *Mésogée*. – 1992. – **51**. – P. 83 – 107.